ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

# БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 75

3

МАРТ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1990

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

**БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ**

***Издается 12 раз в год***

***Основан в декабре 1916 г.***

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*), И. О. Байтулин, Э. Ц. Габриэлян, Б. И. Головкин, Н. И. Караева, Л. И. Малышев, Г. Ш. Нахуцришвили, Л. И. Орёл, К. М. Сытник, Х. Х. Трасс, С. С. Харкевич

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*), A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*), I. O. Baytulin, E. Ts. Gabrielian, B. N. Golovkin, N. I. Karayeva, S. S. Kharkevich, L. I. Malyshev, G. Sh. Nakhutzrishvili, L. I. Oryol, K. M. Sytnik, H. H. Trass

Зав *мирнова*
*д*

Сдано в набо бумаги $70\times100^{1}/_{16}$.
Бумага тип . Усл. печ. л. 13.
Усл. кр.-о ена 1 р. 90 к.

Ордена Тру дское отделение

---

Ордена тва «Наука».

© Всесоюзное ботаническое общество
Ботанический журнал, 1990 г.

УДК 001 : 58

© 1990

# ОБРАЩЕНИЕ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА К ВЕРХОВНОМУ СОВЕТУ И СОВЕТУ МИНИСТРОВ СССР *

## THE APPEAL BY THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY TO THE SUPREME SOVIET AND TO THE COUNCIL OF MINISTERS OF THE USSR

Ботаники СССР испытывают тревогу по поводу быстро нарастающего разрушения биологического разнообразия нашей планеты как одного из ключевых качеств биосферы, аккумулировавшего итоги миллиардов лет органической эволюции. По своим последствиям этот процесс таит едва ли не большую угрозу выживанию человечества и сохранению биосферы как сбалансированного целого, чем истончение озонового слоя или парниковый эффект в атмосфере и, кроме того, имеет необратимый характер. Однако до сих пор эта угроза недостаточно осознана международным сообществом, парламентами и правительствами.

Всесоюзное ботаническое общество обращает внимание Верховного Совета и Правительства Советского Союза на необходимость принятия неотложных мер на национальном и международном уровнях для поддержания и сохранения биологического разнообразия планеты и региональных экосистем.

В число этих мер входит принятие Советским Союзом подготовляемой ЮНЕП и МСОП Международной конвенции о сохранении биологического разнообразия, принятие соответствующих законов в рамках Союза и союзных республик, расширение и усовершенствование национальной сети охраняемых территорий, а также резкое расширение исследований биологического разнообразия, его структуры и функций с целью выработки эффективных мер его поддержания.

Соответствующее обращение Национальной Академии США к Конгрессу США уже привело к принятию специального решения и выделению значительных ассигнований на исследования.

I. Значение биологического разнообразия для сохранения биосферы (и человечества — как ее части) многосторонне.

1. Биота Земли (совокупность обитающих на ней организмов во всем их многообразии) составляет главный возобновимый ресурс планеты, без которого невозможен не только дальнейший прогресс человеческой цивилизации, но и само существование человечества. Напомним, что среди функций растительного мира — поддержание запаса кислорода в атмосфере, ассимиляция и аккумуляция солнечной энергии (перевод ее в доступные формы химических связей), синтез органических веществ из неорганических соединений. Благодаря деятельности растений, почвенных животных, грибов и микроорганизмов формируется почва и поддерживается ее плодородие. Растительность выполняет важней-

---

* Настоящее Обращение принято на расширенном заседании Совета Всесоюзного ботанического общества в Ленинграде 15 ноября 1989 г.

шие водорегулирующую и противоэрозионную функции, контролирует взаимодействие экзогенных и эндогенных факторов формирования рельефа Земли.

2. Биологическое разнообразие (и, в частности, такие его компоненты, как таксономическое, структурно-функциональное и экологическое разнообразие организмов, их сообществ и экосистем, а также разнообразие региональных сочетаний видов растений и животных — флор и фаун) обусловливает стабильность и устойчивость экосистем и биосферы в условиях постоянных изменений климата и других компонентов среды. Оно составляет решающее условие сбалансированности процессов в биосфере. Множественность видов обеспечивает непрерывность функционирования экосистем на фоне плавных или резких изменений среды — вплоть до экстремальных, стрессовых ситуаций (принцип взаимодополнения и «подстраховки»). Редкие (сегодня) виды могут стать фоновыми при существенном изменении климата и других параметров среды. Отсюда — наша ответственность за их сохранение.

3. Многообразие природных сообществ, тонко приспособленных к местным условиям, выполняет свои важнейшие функции «бесплатно», и для продолжения ими их полезной работы требуется всего лишь обеспечить их сохранение, не вытеснять их с лица Земли. Рациональное и не истощительное использование воспроизводимых природных ресурсов, в первую очередь биологических, — один из самых экономичных и гармоничных путей развития народного хозяйства, с большим будущим в мировой экономике.

4. Разнообразие живых организмов, в частности генетическое разнообразие каждого вида и каждой популяции (генофонд), — неоценимый и лишь в незначительной степени освоенный ресурс для улучшения существующих и выведения новых сортов полезных растений и пород животных, для генной инженерии.

5. Каждый вид, тем более крупная группа организмов — продукт длительной эволюции, и как таковой они представляют уникальную научную ценность, т. е. принципиально незаменимы, а потеря их — невосполнима.

6. Отсюда и ответственность человечества — в первую очередь парламентов, руководителей государств и крупных хозяйственных проектов — за сохранение каждого вида, расы, своеобразной популяции (и даже уникальных генотипов в ее пределах!). Этическую сторону проблемы сохранения биологического разнообразия невозможно сбрасывать со счета. Человек как разумное существо должен осознать себя частью биосферы и биоты Земли. Благодаря своему фантастическому могуществу он несет особую ответственность за то целое, из которого он выделился и которому с неоправданным самомнением нередко себя противопоставляет.

7. Разнообразие организмов и их сочетаний составляет основу разнообразия ландшафтов Земли. Красота и тонкое многообразие природных ландшафтов — неоценимый ресурс, необходимый для нормального существования и гармоничного развития человеческого общества, для раскрытия творческих возможностей человеческой личности, для отдыха человека. Это — антитеза технократической нивелировки лика Земли как предпосылки духовной стандартизации, превращения человека в робота.

8. Нельзя забывать, что формирование этносов и соответственно национально-этнических групп происходило в рамках природного разнообразия и, как правило, в гармонии с ним. Сохранение последнего — одно из условий сохранения исторически сложившегося культурно-этнического многообразия человечества.

II. Доминирующий у нас чисто технократический подход к решению экологических проблем (сведение их к строительству очистных сооружений и безотходным технологиям и т. д.) по меньшей мере однобок и недостаточен. Центральный вопрос глобальной и региональной экологии — сохранение многообразия организмов, их сочетаний, природных экосистем, определение предельно допустимого соотношения природных и техногенных ландшафтов, т. е.

расчет предельной емкости биосферы. Особую актуальность приобретает проблема восстановления природных экосистем в местах, где они сведены на значительной площади, а также создание в местах с постоянно высокой антропогенной нагрузкой устойчивых самовозобновляющихся искусственных сообществ на основе анализа природных законов сочетаемости видов. «Общим местом» стал у нас и тезис об обязательной экологической экспертизе крупных строительных проектов, однако на практике это требование игнорируется ведомствами или выполняется формально; для всесторонней экологической экспертизы не хватает ни компетентных специалистов, ни соответствующих научных проработок. На практике экологическая экспертиза и изучение разнообразия организмов и экосистем в местах предполагаемого строительства плетется в хвосте у строительства, тогда как они должны вестись опережающими темпами.

III. Глобальные и региональные экологические проблемы не могут быть решены без кадрового и материального укрепления в нашей стране таких классических биологических дисциплин, как ботаника, зоология, биогеография. В силу длительной систематической недооценки государством и обществом роли этих наук в решении проблем экологии они в настоящее время находятся в плачевном состоянии. Теснота и разрушение зданий, отсутствие современного научно-технического оборудования и слабое обеспечение компьютерной техникой, низкая зарплата и общее мизерное финансирование — все это приводит к оттоку интеллектуальных сил, развитию «комплекса неполноценности» у представителей этих дисциплин, острой нехватке кадров и порождает усиливающееся отставание от зарубежной науки по многим разделам. Если государство и общество действительно собираются конструктивно решать экологические проблемы, состояние этих наук должно быть в корне улучшено.

IV. Учитывая, что фундамент научных знаний о биологическом разнообразии составляют биологические коллекции (в том числе гербарии и зоологические музеи), являющиеся, как и художественные музеи и фундаментальные библиотеки, одним из выражений национальной культуры и неоценимым национальным достоянием, в число первоочередных мер по обеспечению экологических исследований должно входить материально-техническое и кадровое усиление биологических коллекций в СССР, организационное и юридическое оформление их национальной сети и придание центральному гербарию СССР — Гербарию Ботанического института АН СССР (Ленинград), одному из 3 крупнейших в мире, — статуса Национального Гербария СССР. Следует построить для него новое, во много раз более вместительное, специально оборудованное здание, отвечающее современным требованиям к хранилищам коллекций. Необходима компьютеризация биологических коллекций, создание объединяющей их компьютерной сети.

Аналогичные меры должны быть приняты и по расширению и укреплению сети ботанических и зоологических садов и других мест сохранения генофонда.

Здесь названы только некоторые из неотложных мер, необходимых для того, чтобы вывести ботанику, зоологию и родственные дисциплины из кризисного состояния и дать им возможность реализовать свой огромный потенциал в решении глобальных и региональных экологических проблем, стоящих перед нашей страной и человечеством.

Мы готовы представить Верховному Совету и Совету Министров СССР докладную записку о состоянии в нашей стране ботаники и родственных дисциплин экологического цикла (кадры и их подготовка, материально-техническая и издательская база) и предложить систему мер по их укреплению.

Мы сознаем, в сколь тяжелом состоянии находится экономика страны. Но не менее грозны быстро нарастающие симптомы экологической катастрофы, ставящие под угрозу выживание человечества. Необходимы экстренные меры не только по снижению или устранению разрушительного воздействия техносферы на природу и среду обитания, но и по поддержанию баланса биосферы за счет обеспечения сохранения, нормального возобновления и восстановления природных экосистем, обеспечения их полезной работы, по поддержанию многообразия жизни. Наших знаний по всем этим проблемам пока крайне недостаточно. Не разработаны подходы к ведению кадастров биологического разнообразия. Исследования должны вестись опережающими темпами.

Биологи страны считают своим долгом активно участвовать в решении экологических проблем и готовы резко усилить свой вклад в осуществление этой жизненно важной стратегической задачи человечества. Но нужен серьезный вклад государства и общества в развитие наук экологического цикла, отказ от принципа остаточного финансирования и от идеи перевода на хозрасчет фундаментальных исследований.

Проблема биологического разнообразия — одна из приоритетных фундаментальных проблем биологии и экологии, ключевая при поиске путей преодоления экологического кризиса биосферы.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Поступило 21 XI 1989.

УДК 581.4 : 581.3 : 582.572.226 (479)

© 1990

**И. М. Данелия, В. Н. Косенко**

# МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ РОДА *TULIPA* (*LILIACEAE*)

I. M. DANELIA, V. N. KOSENKO.
POLLEN MORPHOLOGY IN CAUCASIAN SPECIES
OF THE GENUS *TULIPA* (*LILIACEAE*)

**Изучена морфология пыльцы 10 кавказских и 6 близких к ним видов рода *Tulipa*. Показано, что по типу апертур и поверхности экзины род является гетерогенным. Обнаружены дистально-1-бороздные, лодочковидные, с сетчато-струйчатой экзиной и 3-бороздные лодочковидные и эллипсоидальные, а также безапертурные пыльцевые зерна с ямчато-складчатой экзиной. Палиноморфологические данные соответствуют делению рода на секции *Eriostemones* и *Tulipa*. Можно предположить, что секции представляют собой две параллельные линии эволюции, достигшие довольно высокой степени специализации.**

Систематика рода *Tulipa* L., насчитывающего около 100 видов, к настоящему времени еще далека от совершенства. Нет единого мнения о делении рода на секции и подсекции (Regel, 1873; Baker, 1874; Boissier, 1884; Введенский, 1935; Hall, 1940) и не уточнен видовой состав. Большинство видов рода распространены в Средней Азии, которая является центром видообразования. Вторым центром по видовому разнообразию следует считать Кавказ. После выхода в свет последней сводки по Кавказу (Гроссгейм, 1949) были описаны новые виды, часть известных видов подверглась ревизии. В связи с этим многие вопросы систематики и таксономии кавказских представителей рода *Tulipa* остаются спорными.

Для уточнения видового состава кавказских тюльпанов и установления филогенетических связей между ними кроме классического морфолого-географического использовался кариологический метод (Габриэлян, Погосян, 1971; Данелия, 1989). Настоящая статья посвящена изучению морфологии пыльцы видов рода *Tulipa* с целью выявления дополнительных морфологических признаков и использования их при решении систематических задач.

Сравнительно-палиноморфологического исследования кавказских тюльпанов ранее не проводилось. В литературе имеются данные о морфологии пыльцы лишь некоторых кавказских видов, полученные главным образом с использованием светового микроскопа (Куприянова, 1948, 1983; Rădulescu, 1972—1973; Schulze, 1980; Dahse, 1988).

## Материал и методика

Исследованы 16 видов рода *Tulipa*, из них 10 кавказских: *T. biebersteiniana* Schult. et Schult. fil., *T. confusa* Gabr., *T. eichleri* Regel, *T. florenskyi* Woronow, *T. julia* C. Koch, *T. lipskyi* Grossh., *T. polychroma* Stapf, *T. schmidtii* Fomin, *T. schrenkii* Regel, *T. sosnowskyi* Achverd. et Mirzoeva. Были изучены также 6 близких к ним видов из Европы, Азии и Северной Африки: *T. armena* Boiss., *T. biflora* Pallas, *T. humilis* Herb., *T. montana* Lindl., *T. sylvestris* subsp. *australis* (Link) Pamp., *T. undulatifolia* Boiss. Использовали гербарный материал коллекции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), Института ботаники АН АрмССР (ERE), Института ботаники АН ГССР (TBI), Главного Ботанического сада АН СССР (MHA) и личные сборы.

Были изучены следующие образцы. *T. armena*: Armenia turcica, 1894, № 54 446, P. Sintenis (LE); Cappadocia, Subalpine Höhen des Masmutli Dagh, 1907, N 157, Siehe (LE). *T. biebersteiniana*: Уральская обл., окр. г. Уральска, 1922, Ларин (LE); окр. г. Уральска, 1923, № 244, Weruschkin (LE); Тургайская обл., Иргизский у., Б. Барсуки, Дубенский (LE); ГССР, окр. г. Тбилиси, Телетский хр., 1985, Данелия (TBI); Iran, prov. Mazandaran, N 11 826, Wendelbo et al. (MHA). *T. biflora*: Семиреченская обл., степь от Сергиополя до Джус-Агач, 1902, № 11, Сапожников (LE); Тургайская обл., Мугоджарские горы, близ ст. Бер-Чогур, 1904, Дубянский (LE); Уральская обл., близ горы Темира, 1908, Богдан (LE). *T. confusa*: АрмССР, Кафанский р-н, Шикахохский запов., урочище Ахчка-Берд, 1987, Данелия (LE). *T. eichleri*: ГССР, окр. г. Каспи, 1985, Данелия (TBI); АзССР, окр. г. Шемаха, 1986, Данелия (LE); Tiflis, prope Mtzchet, 1913, Sosnowski (TBI); Ex. horto bot. Petropolitano (LE). *T. florenskyi*: АрмССР, Кафанский р-н, окр. с. Лернадзор, 1987, Данелия (TBI); Нах. АССР, Ордубадский р-н, выше с. Нус-Нус, 1987, Данелия (TBI). *T. humilis*: Iran, Esfahan, 1974, № 11 432, Wendelbo, Foroughi (LE). *T. julia*: АрмССР, Азизбековский р-н, окр. с. Кущи, 1945, № 35 235, Асланян (ERE); АрмССР, Талинский р-н, г. Арег (Богутлу), 1980, № 117 279, Оганезова (ERE); АрмССР, Хосровский запов., склоны Урцского хр., 1986, Данелия (TBI). *T. lipskyi*: Краснодарский край, Кавказский гос. биосф. заповедник, гора Ятыргварта, 1988, Данелия (LE). *T. montana*: Persia occid., 1899, Strauss (LE); Iran, Tehran, Nijversan, 1959, № 102, Wendelbo (LE); Iran, Bafkajan, Elburs, 1963, № 1079 (LE). *T. polychroma*: Нах. АССР, Ордубадский р-н, близ с. Гяндза, 1987, Данелия (TBI); Iran, Tehran, 1974, № 10 842, Wendelbo, Foroughi (MHA). *T. schmidtii*: АзССР, Астраханбазарский р-н, с. Эшакчи, № 66, Абдуллаева (LE); Prov. Elisabethpol, distr. Kariaginskyi, inter Chonašen et Džebrail (Karabagh), 1911, Woronow et Popow. *T. schrenkii*: окр. г. Уральска, близ оз. Садовского, 1911, № 281, Бородин (LE); Гурьевская обл., промысел Макат, 1937, Никитин (LE); Ставропольский край, окр. Ставрополя, Янкульская котловина, 1988, Данелия (TBI). *T. sosnowskyi*: Арм. ССР, Мегринский р-н, близ с. Вартанадзор, 1987, Данелия (TBI). *T. sylvestris* subsp. *australis*; Алжир, между гор Batha и Constantina, 1965, № 1346, Бочанцев (LE); Plantes de l'Andalusie, Sierra de Grasolema, 1890, Reverchon (LE). *T. undulatifolia*: Iter Trojanum, 1883, № 335, P. Sintenis (LE).

Описание формы и измерение основных параметров пыльцевых зерен проводили с помощью светового микроскопа (NF, Zeiss) на препаратах, приготовленных по методу G. Erdtman (1943). На сканирующем электронном микроскопе (JEOL, JSM-35C) исследовалась как ацетолизированная, так и не ацетолизированная пыльца. Сколы выполнены с помощью замораживающего микротома.

## Результаты и их обсуждение

Выполненное нами сравнительное изучение морфологии пыльцевых зерен кавказских видов рода *Tulipa* показало, что род является гетерогенным по этому признаку (см. таблицу). На основе комплекса палинологических признаков и главным образом по типу апертур и рисунку поверхности экзины исследованные виды объединяются в две группы.

1. Виды сходны по строению оболочки пыльцевого зерна, форме, строению и расположению апертуры и незначительно отличаются друг от друга по размеру пыльцевого зерна и ширине борозды, толщине экзины и деталям строения

## Сравнительная характеристика пыльцевых зерен изученных видов рода *Tulipa*

| Вид | Тип апертур | Наличие оперкулума | Форма пыльцевых зерен | Размеры пыльцевых зерен, мкм | Толщина экзины, мкм | Скульптура экзины |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Секция *Eriostemones* | | | | | | |
| *T. biebersteiniana* 2n=24 | Дистально-1-бороздный | + | Лодочковидная | 28.8—38.4×57.6—69.1 | 1.9 | Мелкосстчато-струйчатая |
| *T. biebersteiniana* 2n=48 | То же | + | То же | 36.5—44.2×80.6—88.3 | 1.9 | То же |
| *T. biflora* | » » | + | » » | 23.0—26.8×49.9—57.6 | 1.5 | » » |
| *T. humilis* | » » | + | » » | 49.9—51.8×76.8—80.6 | 1.9 | » » |
| *T. lipskyi* | » » | + | » » | 32.6—44.2×65.3—86.4 | 1.9 | » » |
| *T. polychroma* | » » | + | » » | 32.6—40.3×53.8—67.2 | 1.5—1.9 | » » |
| *T. sylvestris* subsp. *australis* | » » | + | » » | 32.6—34.5×70.7—80.6 | 1.9 | » » |
| Секция *Tulipa* | | | | | | |
| *T. armena* | 3-бороздный | — | Лодочковидная, эллипсоидальная | 42.1—47.5×66.3—75.2 | 2.0—2.1 | Ямчато-складчатая |
| *T. confusa* | 3-бороздный, безапертурный | — | Лодочковидная, эллипсоидальная, сфероидальная | 50.0—65.2×76.8—84.5 | 2.5—2.8 | То же |
| *T. eichleri* | 3-бороздный, безапертурный | — | Широкоэллипсоидальная, сфероидальная | 46.1—49.9×69.1—84.5 | 1.3—1.9 | » » |
| *T. florenskyi* | То же | — | Лодочковидная, эллипсоидальная, сфероидальная | 40.3—46.0×65.3—74.9 | 2.5 | » » |
| *T. julia* | » » | — | То же | 44.2—53.8×73.0—82.6 | 2.5—2.7 | » » |
| *T. montana* | 3-бороздный | + | Лодочковидная, эллипсоидальная | 30.7—34.5×61.4—71.0 | 1.9 | Бугорчатая |
| *T. schmidtii* | 3-бороздный, безапертурный | — | Лодочковидная, эллипсоидальная, сфероидальная | 30.7—35.5×57.6—69.1 | 1.9 | Ямчато-складчатая |
| *T. schrenkii* | То же | — | То же | 38.4—51.8×65.3—86.4 | 1.9 | То же |
| *T. sosnowskyi* | » » | — | » » | 40.3—48.0×67.2—76.8 | 2.3—2.5 | » » |
| *T. undulatifolia* | » » | — | Широкоэллипсоидальная, сфероидальная | 36.4—40.3×46.0—51.8 | 1.9—2.0 | » » |

ее поверхности. Пыльцевые зерна дистально-1-бороздные, лодочковидные, билатерально-симметричные, размером от 23.0—26.8×49.9—57.6 мкм до 49.9—51.8×76.8—80.6 мкм (табл. I, *3*, *4*, *9—11*; табл. II, *1*). Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, с крышечкой, шириной от 6.5 до 15 мкм. Экзина толщиной от 1.5 до 1.9 мкм. Эктэкзина столбиковая, тектатная, трехслойная; покров мощный, толщиной 0.5—0.8 мкм, столбики достаточно хорошо выражены, по высоте примерно равны толщине покрова; подстилающий слой значительно тоньше, около 0.3 мкм (табл. I, *5—8*). Экзина мелкосетчато-струйчатая; ячеи неправильной формы, размером 0.3—0.9 мкм, стенки ячей образованы несколькими рядами струй, каждая толщиной 0.1—0.2 мкм, длиной 0.4—1.6 мкм (табл. I, *1*, *2*; II, *2*).

2. Виды характеризуются наличием разных по форме пыльцевых зерен и нескольких типов апертур. Пыльцевые зерна в большинстве случаев 3-апертурные лодочковидные и эллипсоидальные (табл. III, *5*, *8*; табл. IV, *1*, *2*) и безапертурные сфероидальные (табл. III, *6*, *7*; IV, *5—7*, *9*), реже (*T. armena*, *T. montana*) только 3-апертурные. При этом апертуры могут различаться по размеру, форме и местонахождению. У лодочковидных пыльцевых зерен (форма, известная для большинства родов семейства *Liliaceae*) обнаружены три разные по размеру апертуры, среди которых одна дистальная — длинная, а две другие — латеральные (табл. II, *3*, *4*). Последние меньше по размеру, неправильной формы (нередко звездчатые), с изрезанным краем, в разной степени выраженные, иногда трудно различимые (в виде незначительных разрушений эктэкзины).

Внутри видов данной группы можно проследить варьирование формы пыльцевого зерна и конфигурации латеральных апертур. Они меняются от слабовыраженных, в виде незначительных разрушений эктэкзины с переходом в звездчатую форму у лодочковидных пыльцевых зерен, до аналогичных по форме и размерам дистальной борозды у эллипсоидальных. У последних можно говорить о трех равноценных бороздах, и в этом случае не представляется возможным решить вопрос о месте нахождения полюса. Нужно особо отметить, что все указанные формы пыльцевых зерен встречаются в различных соотношениях внутри каждого образца видов данной группы.

У 3-апертурных пыльцевых зерен кавказских тюльпанов оперкулум на дистальной борозде отсутствует, и по характеру поверхности бороздной мембраны дистальная и латеральные борозды не различаются. Эту особенность в строении борозд кавказских видов необходимо особо отметить, так как у изученного нами вида *T. montana*, обладающего 3-бороздными пыльцевыми зернами, на дистальной борозде имеется хорошо выраженный оперкулум (табл. II, *5*, *8*). Экзина толщиной от 1.3 мкм до 2.8 мкм; эктэкзина двухслойная, наружный слой мощный, толщиной до 1.6 мкм, внутренний значительно тоньше — до 0.6 мкм (табл. III, *1*, *2*). Поверхность экзины ямчато-складчатая, складки толщиной до 0.2 мкм (табл. III, *3*, *4*, *9*; IV, *3*, *4*, *8*). Внутри этой группы выделяется *T. montana* наличием бугорчатой экзины. Бугорки округлые, размером до 0.3 мкм, плотно прилегают друг к другу (табл. II, *7*).

В ходе анализа полученных нами палиноморфологических данных было обнаружено, что выявленные внутри рода *Tulipa* две группы видов полностью соответствуют выделенным D. A. Hall (1940) секциям *Eriostemones* и *Leiostemones* (*Tulipa*). Проведенное сравнительно-палинологическое исследование также во многом способствовало уточнению видового состава кавказских тюльпанов.

Сравнение видов по размерам и форме пыльцевого зерна, а также по скульптуре экзины не противоречит мнению авторов (Grey-Wilson, Matthews, 1980; Marais, 1984), считающих *T. biebersteiniana* синонимом *T. sylvestris*. Сравнение пыльцы диплоидной и тетраплоидной форм *T. biebersteiniana* показало, что пыльцевые зерна растений с 2n=48 почти в полтора раза крупнее, чем у растений с 2n=24.

Наши палиноморфологические данные также подтвердили точку зрения (Федоров, 1972; Wendelbo, 1985) об идентичности *T. polychroma* и *T. biflora*.

Малоизученный эндемик Северного Кавказа *T. lipskyi* и ираноанатолийский *T. humilis* различаются формой и параметрами пыльцевых зерен, несмотря на близость по признакам внешней морфологии.

Изучение представителей секции *Tulipa* выявило, что по морфологии пыльцевых зерен не различаются *T. florenskyi* и *T. sosnowskyi*. Очень близок к ним и еще один кавказский вид *T. confusa*. В эту же группу входит и вид из Северо-Западной Турции *T. armena*, который отличается отсутствием безапертурных форм и наличием у отдельных пыльцевых зерен частично разрушенной крышечки на дистальной борозде.

Среди всех исследованных видов секции *Tulipa* особого внимания заслуживает *T. montana*, который считают синонимом *T. florenskyi* (Габриэлян, Погосян, 1971) или *T. julia* (Федоров, 1972). Проведенное более тщательное (по трем образцам) изучение пыльцевых зерен вида *T. montana* позволило дополнить и уточнить наши предварительные данные (Косенко, Левичев, 1988) о типе апертур этого вида. Можно констатировать, что пыльцевые зерна *T. montana* 3-апертурные, с крышечкой на дистальной борозде и с бугорчатой экзиной.

Благодаря наличию оперкулума и бугорчатой экзины *T. montana* отличается не только от *T. julia* и *T. florenskyi*, но и является исключением среди всех изученных нами видов. Полученные результаты изучения строения спородермы еще раз подтвердили мнение И. М. Данелия (1989) об отсутствии *T. montana* во флоре Кавказа.

Сравнение по признакам морфологии пыльцы не показывает каких-либо различий между *T. eichleri* и *T. undulatifolia*, что подтверждает точку зрения W. Marais (1984), объединившего их под приоритетным названием *T. undulatifolia*.

Нужно отметить, что все полученные палинологические данные находятся в полном соответствии с имеющимися кариологическими (Hall, 1940; Бочанцева, 1962) и эмбриологическими (Романов, 1957) данными. По разнообразию эмбриологических признаков род *Tulipa* является уникальным среди всех родов цветковых растений, так как включает 5 типов развития зародышевого мешка, из которых 4 считаются эволюционно наиболее продвинутыми.

Морфология пыльцы подтверждает, что наиболее естественным является деление рода *Tulipa* на две секции: *Eriostemones* и *Tulipa* (*Leiostemones*) (Regel, 1873; Boissier, 1884; Hall, 1940), выделенные по признаку наличия опушения у тычиночных нитей, и противоречит варианту системы рода А. И. Введенского (1935).

Данные по морфологии пыльцевых зерен оказались интересными для выяснения филогенетических связей внутри рода. Наряду с классическим морфологическим, а также кариологическим и эмбриологическим методами палинологический метод дал возможность более ясно представить пути внутриродовой эволюции и место рода *Tulipa* в сем. *Liliaceae*.

Исходя из палинологических данных можно предположить, что обе секции рода представляют собой параллельные линии эволюции, достигшие достаточно высокой степени специализации. Но в то же время они находятся на разных уровнях эволюционного развития. Предковые формы, по-видимому, должны были иметь лодочковидный, 1-бороздный тип пыльцевых зерен с сетчатой экзиной (такой тип характерен для большинства современных представителей сем. *Liliaceae*) (Ràdulescu, 1972—1973; Schulze, 1980). В ходе эволюции возникли, с одной стороны, виды секции *Eriostemones* с исходной формой пыльцевого зерна, но с более специализированной — мелкосетчато-струйчатой — экзиной, и, с другой стороны, представители секции *Tulipa* с не столь сложной скульптурой экзины, но гораздо более продвинутые по форме пыльцевого зерна и типу апертуры.

Таким образом, секцию *Eriostemones* можно считать эволюционно установившейся единицей с рядом стабильных признаков, которые характерны для всех входящих в нее видов. Этими признаками являются особенности внешней морфологии, единый — *Eriostemones* — тип развития зародышевого мешка, лодочковидная форма 1-бороздных пыльцевых зерен с мелкосетчато-струйчатой экзиной и менее дифференцированный кариотип.

В отличие от секции *Eriostemones* для секции *Tulipa* характерно разнообразие по тем же основным признакам: полиморфизм внешней морфологии, 4 типа развития зародышевого мешка, различные формы пыльцевых зерен и их апертур, более дифференцированный кариотип.

Все это позволяет считать секцию *Tulipa* более молодой линией эволюции, где активно протекают процессы формо- и видообразования.

Если говорить о роде *Tulipa* в целом, то наличие 3-бороздных и безапертурных пыльцевых зерен наряду с вышеупомянутыми эмбриологическими особенностями позволяет считать его уникальным и наиболее продвинутым не только в трибе *Tulipeae*, но и в целом сем. *Liliaceae*.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Бочанцева З. П.* Тюльпаны. Морфология, цитология и биология. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1962. 406 с. — *Введенский А. И.* Род *Tulipa* L. // Флора СССР. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1935. Т. 4. С. 320—364. — *Габриэлян Э. Ц.*, *Погосян А. И.* К таксономическому и кариологическому изучению армянских тюльпанов // Биол. журн. Арм. 1971. Т. 24, № 5. С. 51—60. — *Гроссгейм А. А.* Определитель растений Кавказа. М.: Сов. наука, 1949. С. 620—621. — *Данелия И. М.* К кариологии и систематике некоторых кавказских представителей рода *Tulipa* L. (*Liliaceae*) // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 2. С. 193—200. — *Косенко В. Н.*, *Левичев И. Г.* Морфология пыльцы родов *Gagea* и *Lloydia* (*Liliaceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 7. С. 965—975. — *Куприянова Л. А.* Морфология пыльцы однодольных растений // Тр. БИН АН СССР. Сер. 1. 1948. Вып. 7. С. 163—262. — *Куприянова Л. А.* Род *Tulipa* L. // Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука, 1983. С. 147—149. — *Романов И. Д.* Зародышевый мешок в роде *Tulipa* // ДАН СССР. 1957. Т. 115, вып. 5. С. 1025—1027. — *Федоров Ан. А.* Род *Tulipa* L. // Флора Еревана. Л.: Наука, 1972. С. 324. — *Baker J. G.* Revision of the genera and species of *Tulipeae* // J. Linn. Soc. London (Bot.). 1874. Vol. 14. P. 211—310. — *Boissier E.* Genus *Tulipa* L. // Flora Orientalis. 1884. Vol. 5. P. 191—199. — *Dahse H. M.* Beiträge zur Pollenmorphologie der Gattung *Tulipa* // Wiss. Z. Friedrich-Schiller-Univ. Jena. 1988. Bd 37. S. 177—183. — *Erdtman G.* An introduction to pollen analysis. Uppsala: Waltham. Mass. 1943. 239 p. — *Grey-Wilson C.*, *Matthews V. A.* Genus *Tulipa* L. // Flora Europaea. Cambr. Univ. Press. 1980. Vol. 5. P. 28—31. — *Hall D. A.* The genus *Tulipa* L. London, 1940. 171 p. — *Marais W.* Genus *Tulipa* L. / Flora of Turkey. 1984. Vol. 8. P. 302—311. — *Rădulescu D.* Recherches morphopalynologiques sur la famille *Liliaceae* // Acta Bot. Horti Buc. 1972—1973. P. 133—249. — *Regel E.* Enumeratio specierum hucusque cognitarum generis *Tulipae* // Acta Horti Petropol. 1873. Vol. 2. P. 437—457. — *Schulze W.* Beiträge zur Taxonomie der Lilifloren. VI. Der Umfang der *Liliaceae* // Wiss. Z. Friedrich-Schiller-Univ. Jena. 1980. Bd 29. S. 627—636. — *Wendelbo P.* Genus *Tulipa* L. // Flora of Iraq. 1985. Vol. 8. P. 82—87.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 II 1989.

## SUMMARY

Pollen morphology in 10 Caucasian and 6 closely related to them species from other localities of the genus *Tulipa* have been studied. It is shown that the genus is heterogeneous in aperture type and in exine surface. Have been revealed mono-sulcate boat-shaped pollen grains with microreticulate-striate exine and three-aperturate boat-shaped or elliptical ones and also inaperturate pollen grains with foveolate-plicate exine. Palynomorphological data correspond with the subdivision of the genus into the sections *Eriostemones* and *Tulipa*. It is supposed that these sections represent two parallel lines of evolution that achieved fairly high degree of specialization.

УДК 581.47 : 582.998

© 1990

**В. Ф. Войтенко, С. Н. Опарина**

# СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ АНАТОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПЛОДОВ ГЕТЕРОКАРПНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ТРИБЫ *LACTUCEAE* (*ASTERACEAE*)

V. F. VOYTENKO, S. N. OPARINA. COMPARATIVE ANALYSIS OF ANATOMICAL STRUCTURE OF FRUITS IN HETEROCARPOUS REPRESENTATIVES OF THE TRIBE *LACTUCEAE* (*ASTERACEAE*)

Изложены результаты сравнительно-анатомического изучения гетероморфных семянок 4 видов *Lactuceae*, представляющих 4 формы гетерокарпии, различных по уровню эволюционной продвинутости. У всех изученных видов морфологическая неоднородность семянок сопровождается существенными различиями в их анатомическом строении. Выявлена группа признаков, по которым проявляются эти различия. Очерчен кодекс признаков анатомической структуры, свойственных плодам двух морфотипов — внутренним и наружным семянкам в корзинках гетерокарпных видов латуковых. Отмечены некоторые признаки эволюционно вторичной структуры, проявляющиеся у краевых плодов. Обнаруженные различия в анатомическом строении гетероморфных плодов, направленные на надежную защиту семян, эффективное их прорастание и как следствие на бо́льшую конкурентоспособность гетерокарпного вида в сравнении с гомокарпным, помогут лучше оценить важное адаптивное значение гетерокарпии.

Настоящая статья продолжает изложение результатов комплексного изучения гетерокарпии в одной из наиболее крупных внутрисемейственных групп сложноцветных — трибе *Lactuceae*. Ранее (Войтенко, 1989a) было установлено, что гетерокарпия свойственна представителям 39 родов трибы (более половины ее родового состава). Все многообразие гетероморфности плодов было объединено в 13 форм, предложена их эволюционная классификация. Основываясь на макроморфологических карпологических структурах, был намечен кодекс признаков, свойственных плодам первичного и вторичного морфотипов.

В данном сообщении рассматривается анатомический аспект исследования. С этой стороны гетерокарпия изучена явно неудовлетворительно. По существу самой крупной специальной публикацией в целом по анатомии гетероморфных плодов остается довольно давняя и полузабытая (не цитированная в отечественной литературе) работа немецкого ботаника P. Grimbach (1913). Им впервые была дана основательная анатомическая характеристика плодов 26 гетерокарпных видов, представляющих семейства сложноцветных (включая 9 видов латуковых) и крестоцветных. По охвату материала, тщательности исследования и достоверности выводов упомянутая работа до сих пор является непревзойденной. Одновременно с Grimbach плоды двух гетерокарпных видов маревых в анатомическом отношении исследовал H. Baar (1913). Недавно в сравнительном плане была изучена анатомия гетероморфных эремов внутри плода-ценобия представителей семейства бурачниковых (Войтенко, Опарина, 1987). Сведения по анатомии плодов отдельных гетерокарпных видов сложноцветных содержатся еще в ряде работ (Briquet, 1917; Misra, 1972; Roth, 1977; Pandey, Singh, 1978; Войтенко, 1981, 1988, 1989б; Sàenz, 1981; Hilger, Reese, 1983; Войтенко, Онарина, 1984; McEvoy, 1984). Однако представители трибы *Lactuceae* в них почти не включались.

Проводя настоящее исследование, мы исходили из следующих задач: 1) получить оригинальный фактический материал для не изученных с анатомической стороны гетерокарпных представителей сложноцветных; 2) расширить имеющиеся представления о связях и соотношениях макро- и микроморфологических признаков у гетероморфных плодов; 3) дополнить разработанный ранее на морфологической основе кодекс признаков первичного и вторичного плода гетерокарпных латуковых анатомическими данными; 4) очертить некоторые пути анатомических изменений плодов у форм гетерокарпии разного эволюционного уровня; 5) раскрыть анатомические основы механизмов, обеспечивающих неодинаковое поведение семянок гетерокарпных видов при прорастании.

## Материал и методика

Объектами исследования были плоды 4 видов гетерокарпных латуковых — обитателей южных пустынь и предгорий СССР. Для двух из них карпологический материал был собран нами с растений в природных популяциях, а для двух — прислан из ботанических садов. Приводим список изученных видов: *Acanthocephalus benthamianus* Regel et Schmalh. (ущелье Кондорра в 30 км от Душанбе), *Helminthotheca echioides* (L.) Holub (рудеральные местообитания в Форосе, Крым), *Heteracia szovitsii* Fisch. et Mey. (образец из Ботанического сада АН УзССР, Ташкент), *Lagoseris sancta* (L.) K. Maly (образец из Ботанического сада университета в Безансоне, Франция).

Поперечные срезы семянок, предварительно размягченных в смеси глицерина, спирта и воды (1 : 1 : 1), приготавливали от руки с помощью безопасного лезвия. Рассечение семянок проводили в их средней части. Срезы, окрашенные слабым водным раствором сафранина, заливали в глицерин-желатину. Рисунки выполняли с помощью рисовального аппарата РА-4. Данные линейных размеров и массы семянок приводятся средние па основании измерений и взвешиваний не менее 50 плодов каждого морфотипа. Показатели размеров толщины покровов семени и отдельных зон перикарпия приводятся крайние (минимальные и максимальные) из 10 измерений, пренебрегая десятыми долями микрометра.

## Результаты исследования

Изученные виды по характеру проявления гетерокарпии относятся к разным формам (типам) и в эволюционной классификации форм соответствуют трем наиболее высоким уровням эволюционной продвинутости из пяти, установленных для всех 13 форм в целом (Войтенко, 1989а).

Ниже мы приводим краткую морфологическую характеристику гетероморфных семянок этих видов и результаты сравнительного анатомического анализа плодов на основании изучения их поперечных срезов. Порядок изложения материала основан на формах проявления гетерокарпии и их эволюционном уровне в соответствии с типологией и классификацией, разработанными в предыдущей работе (Войтенко, 1989а).

### *Helminthotheca echioides*

Морфология. Гетерокарпия вида относится к одноименной Helminthotheca-форме (VIII) и к среднему (третьему) эволюционному уровню. Наблюдается резкий, без переходов, диморфизм плодов в корзинке.

Внутренние семянки по форме цилиндрические, слегка сдавленные с боков, прямые, на верхушке резко суженные, переходящие в длинный (вдвое превышающий по длине саму семянку) светлый носик, который в свою очередь заканчивается хорошо развитым паппусом из длинных перистых или зазубренных щетинок. Поверхность тонко поперечно-морщинистая, на верхушке семянки остробугорчатая, голая, блестящая, ярко-коричневая. Размеры: дл. (без носика) 2.15 мм, шир. 0.82 мм, толщ. 0.50 мм. Масса 1 семянки 0.55 мг.

Наружные семянки поодиночке заключены в листочки обертки, из которых высвобождаются во время диссеминации (чаще всего эпизоохорной). По форме веретеновидные, с боков заметно сдавленные, изогнутые, на верхушке постепенно переходят в значительно более короткий носик (равный семянке или короче ее) или, к моменту полного созревания, носик часто целиком разрушается (засыхает и отваливается); в случае сохранения носика паппус из коротких немногочисленных прямых щетинок. Поверхность слегка шероховатая, на адаксиальной стороне (свободной от брактеи) густоволосистая, матовая, серовато-желтая. Размеры: дл. 2.70 мм, шир. 0.97 мм, толщ. 0.75 мм. Масса 1.03 мг.

Анатомия. Внутренние семянки. Форма поперечного сечения овальная (рис. 1, *А*). Толщина покровов в целом 55—63 мкм, в том числе эпидермы 7—8 мкм, склеренхимной зоны мезокарпия 41—52 мкм. Эпидерма — клетки мелкие однородные, более или менее равносторонние, густо заполнены коричневым содержимым. Эпимезокарпий состоит из одного слоя однородных, более или менее овальных клеток. Склеренхимная зона 2—3-слойная (рис. 1, *а*).

Наружные семянки. Форма поперечного сечения овальная (рис. 1, *Б*). Толщина покровов в целом: на абаксиальной стороне 107—110 мкм, на адаксиальной — 126—148 мкм; в том числе эпидермы на абаксиальной стороне 11—13 мкм, на адаксиальной — 11—16 мкм; склеренхимной зоны мезокарпия на абаксиальной стороне 85—90 мкм, на адаксиальной — 88—90 мкм. Эпидерма — клетки значительно крупнее, чем у предыдущего морфотипа, разные на абаксиальной и адаксиальной сторонах: первые — несколько сдавленные, вытянутые тангенциально, с кутикулой, сходной по толщине с таковой внутренних семянок (рис. 1, *б*); вторые — не сдавлены, их наружные оболочки образуют длинные простые волоски, кутикула их наиболее тонкая; коричневое содержимое в клетках эпидермы отсутствует (рис. 1, *б*, *в*). Эпимезокарпий 1—3-слойный, клетки значительно крупнее, чем у предыдущего морфотипа, неодинаковые — с равномерно утолщенными стенками и с сетчатым утолщением оболочек (гидроциты); на абаксиальной стороне — 1—2 слоя, гидроциты располагаются поодиночке, прилегая к эпидерме (рис. 1, *б*); на адаксиальной стороне — 2—3 слоя, с преобладанием гидроцитов (рис. 1, *в*). Склеренхимная зона 3—4-слойная, радиальные размеры склереид в 1.5—1.7 раза превышают таковые внутренних семянок. Спермодерма — ее наружная эпидерма, где она выражена, более сдавлена в сравнении с предыдущим морфотипом (рис. 1, *б*, *в*).

### *Lagoseris sancta*

Морфология. По характеру проявления гетерокарпии относится к Hyoseris-форме (X) и к четвертому уровню эволюционной продвинутости. Для вида свойственны семянки трех морфотипов. Срединные семянки, занимающие по своей морфологии и анатомии промежуточное положение, здесь не анализируются.

Внутренние семянки. По форме веретеновидные или столбчатые, с носиком, составляющим 1/3—1/4 длины семянки, прямые. Паппус из многочисленных простых длинных щетинок, легко обламывающихся при созревании плода. Поверхность продольно-ребристая, с легким мучнистым налетом, коричневая. Размеры: дл. 3.31 мм, шир. 0.23 мм, толщ. 0.21 мм. Масса 0.1 мг.

Наружные семянки. Слегка изогнутые, отчетливо выраженного носика нет, по форме ладьевидные из-за крыловидных латеральных выростов, на вентральной стороне имеется гребень, переходящий иногда в крыло; абаксиальная сторона выпуклая, гладкая. Паппус отсутствует. Поверхность почти гладкая, с муч-

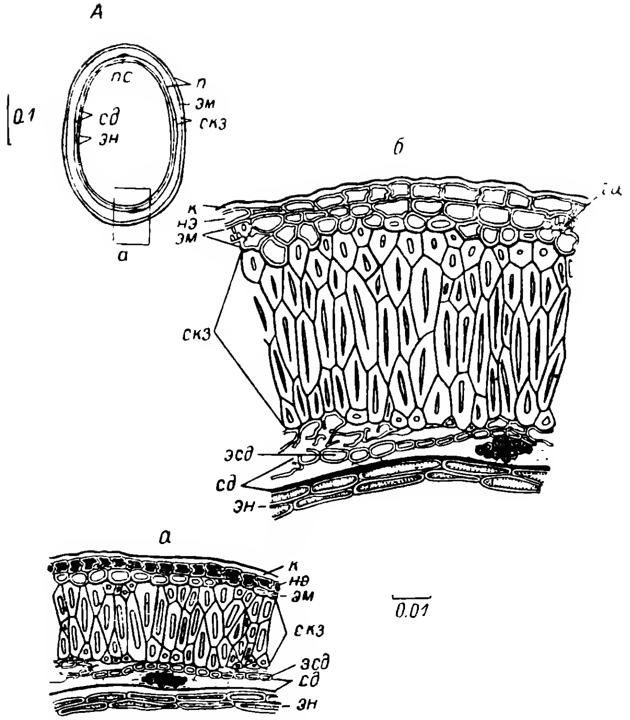


Рис. 1. Анатомическое строение диморфных семянок *Helminthotheca echioides*.

Схемы поперечного сечения внутренней (*А*) и наружной (*Б*) семянок. *а* — фрагмент покровов семянки на участке, выделенном рамкой на схеме *А*; *б*, *в* — детали схемы.

нистым налетом, светло-серая. Размеры: дл. 4.41 мм, шир. 0.75 мм, толщ. 0.75 мм. Масса 0.2 мг.

Анатомия. Внутренние семянки. Форма поперечного сечения овальная (рис. 2, *А*). Толщина покровов в целом 123—137 мкм, в том числе эпимезокарпия 27—101 мкм, склеренхимной зоны 16—90 мкм. Эпидерма состоит из сильно сдавленных клеток, часть из которых имеет сосочковидные выросты. Эпимезокарпий из крупных паренхимных клеток, большинство которых имеет точечную поровость стенок; клетки слоя, подстилающего наружную эпидерму, более мелкие, имеют правильную форму. Склеренхимная зона 3—11-слойная, не сплошная, а прерывается в 4 местах (рис. 2, *А*), заполненных лигнифицированной паренхимой с извилистыми стенками клеток, в основании которой заметны остатки пучков (рис. 2, *а*).

Наружные семянки. Форма поперечного сечения овальная крылатая (рис. 2, *Б*). Толщина покровов в целом: на адаксиальной стороне в ребрышках 55—148 мкм, между ними 55—100 мкм, на абаксиальной стороне в ребрах 117—151 мкм, между ребрами 89—112 мкм; в том числе эпимезокарпия: на адаксиальной стороне в ребрах 0—55 мкм, между ребрами 0—27 мкм; на абаксиальной стороне в ребрах 0—56 мкм, между ребрами 33—67 мкм; склеренхимной зоны: на адаксиальной стороне в ребрах 3—115 мкм, между ребрами 16—22 мкм; на абаксиальной стороне в ребрах 39—61 мкм, между ребрами 0—11 мкм. Эпидерма состоит из клеток более крупных, чем у предыдущего морфотипа; большинство из них, особенно в эпидерме окрыления, имеет сосочковидные выросты, которые в 2—4 раза длиннее, чем у внутренних семянок, и заполнены коричневым содержимым (рис. 2, *б*, *в*). Мезокарпий по общему плану строения сходен с таковым внутренних семянок. Однако внутренняя склеренхимная зона разде-

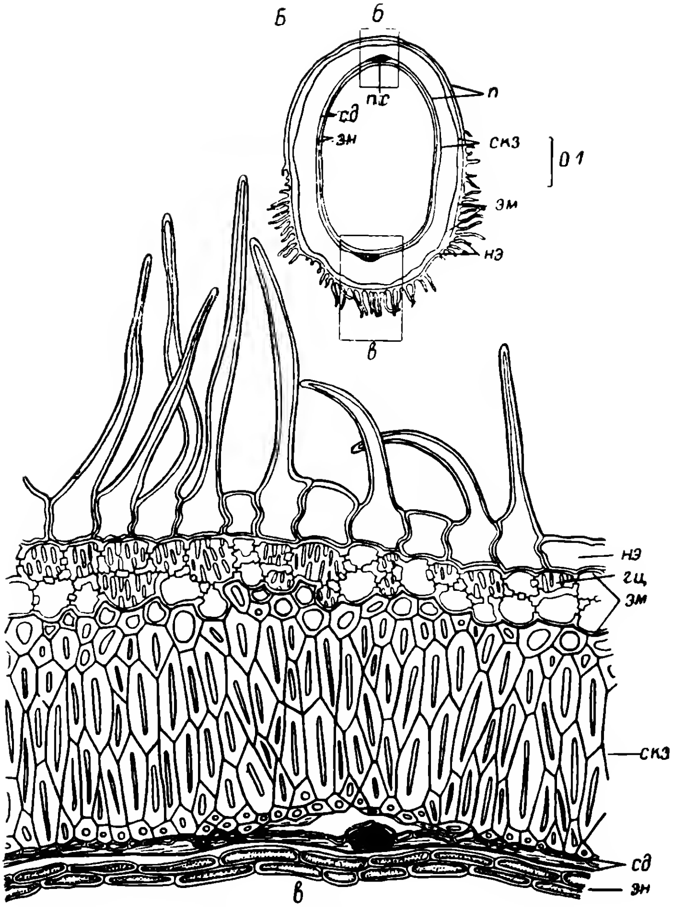


Рис. 1 (*продолжение*).

*Б*: *б* — с абаксиальной стороны семянки, *в* — с адаксиальной стороны. *гц* — гидроциты, *к* — кутикула, *нэ* — наружная эпидерма, *п* — перикарпий, *пс* — проводящие пучки спермодермы, *сд* — спермодерма, *скз* — склеренхимная зона, *эм* — эпимезокарпий, *эн* — эндосперм, *эсд* — эпидерма спермодермы. Размеры на масштабных линейках указаны в миллиметрах.

лена на 5 фрагментов (рис. 2, *Б*), а эпимезокарпий на адаксиальной стороне в целом тоньше, чем у внутренних семянок, за счет меньших размеров клеток и меньшего числа слоев, его составляющих (2—4 слоя, рис. 2, *б*). Медианный гребень адаксиальной стороны состоит главным образом из склеренхимы (до 10 слоев клеток). 1—2-слойный эпимезокарпий в этой части включает отдельные клетки с сетчатым утолщением стенок (гидроциты), склеренхимный тяж в этой части подстилается 1—3 слоями сравнительно тонкостенной лигнифицированной паренхимы, в которой различимы остатки проводящего пучка. Окрыление состоит из крупных однотипных паренхимных клеток с точечной поровостью стенок; структура основания крыла аналогична таковой медианного гребня (рис. 2, *в*).

## *Heteracia szovitsii*

Морфология. Гетерокарпия этого вида относится к Hedypnois-форме (XI) четвертого эволюционного уровня. Семянки в корзинке расположены тесно по принципу «плотных геометрических упаковок». Выделяются 3 морфотипа: внутренние, срединные (промежуточные) и наружные.

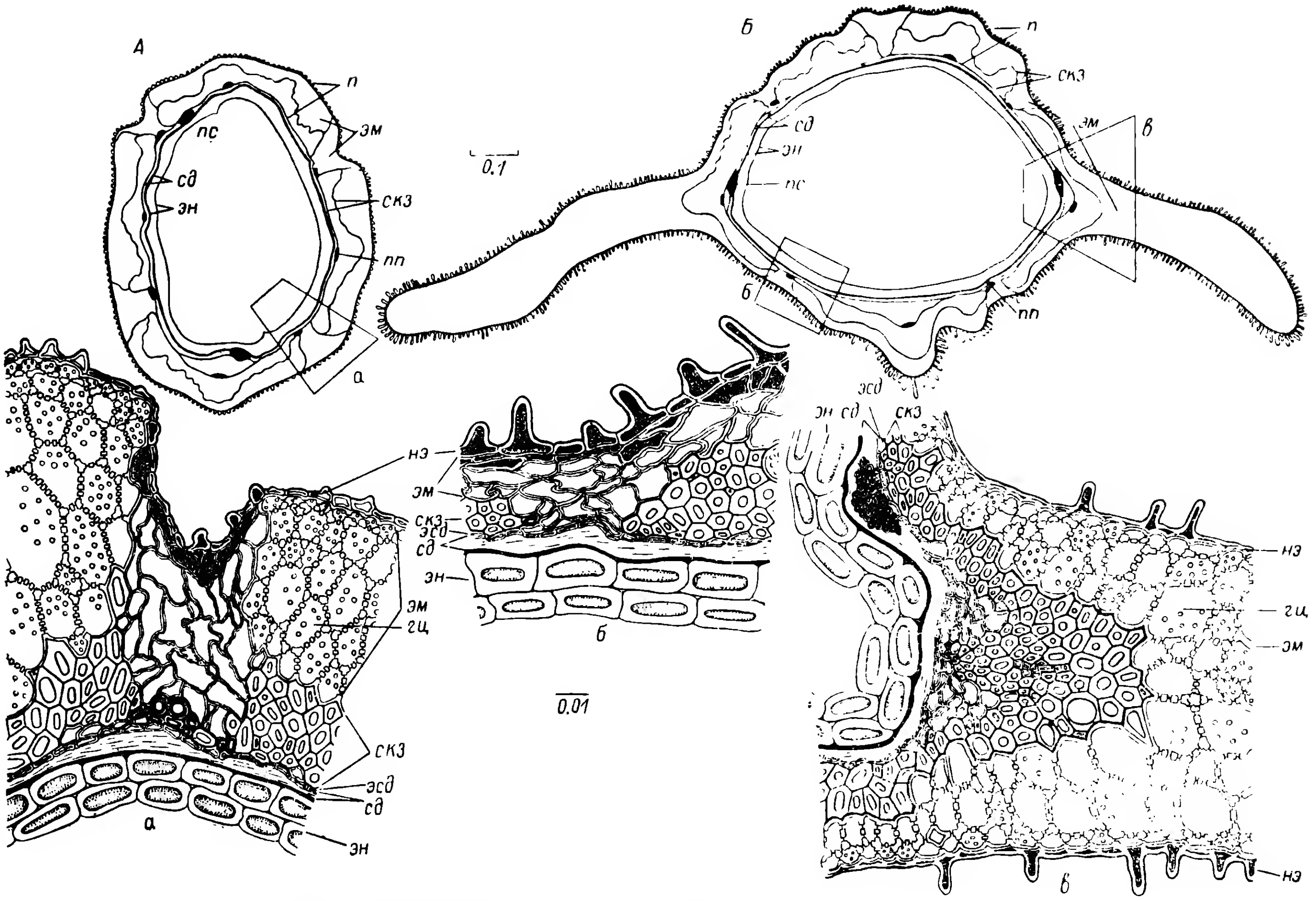


Рис. 2. Анатомическое строение диморфных семянок *Lagoseris sancta.*

А — внутренних (*а* — деталь), Б — наружных (*б*, *в* — детали). *пп* — проводящие пучки перикарпия; остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

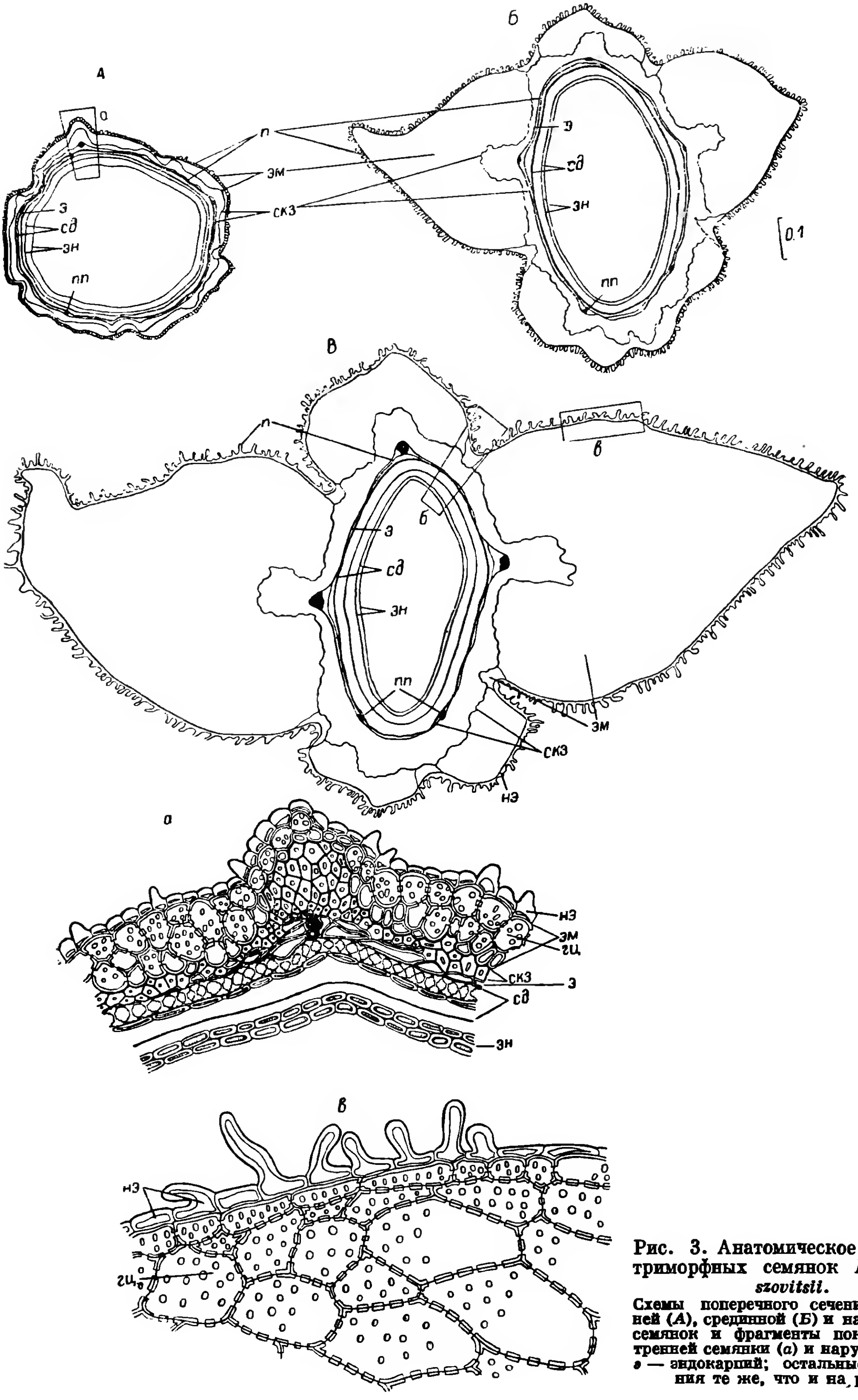


Рис. 3. Анатомическое строение триморфных семянок *Heteracia szovitsii*.

Схемы поперечного сечения внутренней (*А*), срединной (*Б*) и наружной (*В*) семянок и фрагменты покровов внутренней семянки (*а*) и наружной (*б*, *в*). *э* — эндокарпий; остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

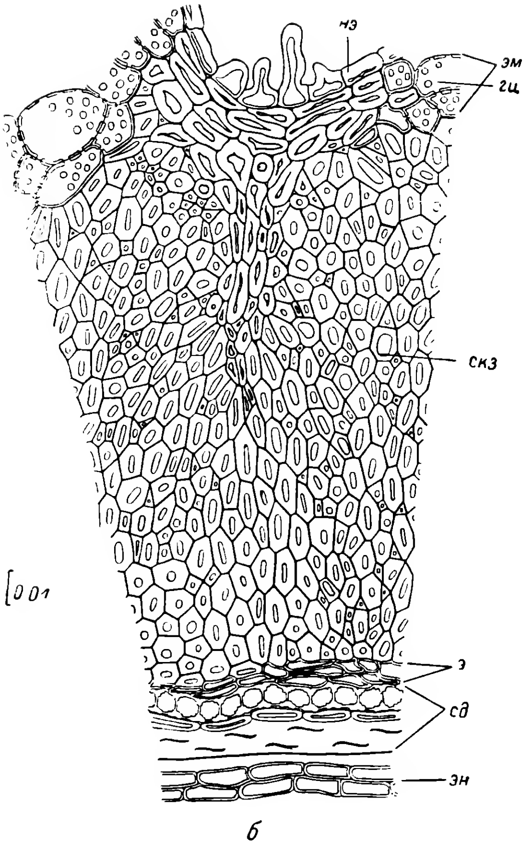


Рис. 3. (*продолжение*).

Внутренние семянки. Вытянутые, обратнопризматические или обратноконусовидные, прямые с длинным носиком, выходящим из центра расширенной верхушки семянки, в несколько раз (до 3—4) превышающим по длине саму семянку. Паппус из многочисленных зазубренных щетинок, отчасти превышающий по длине семянку. Поверхность ребристая, в нижней части почти гладкая, в верхней трети по ребрышкам бугорчатая, на самой верхушке — острочешуйчатая. Окраска серовато-желтая, носик светло-коричневый. Размеры: дл. 2.82 мм, шир. 0.71 мм, толщ. 0.49 мм. Масса 0.93 мг.

Срединные семянки. Укороченные, 4-лопастные, изогнутые, с носиком, равным или не превышающим по размеру семянку. Поверхность грубо бугорчатая, коротковолосистая. Окраска семянки и носика коричневая. Паппус у зрелой семянки отсутствует или представлен несколькими обломанными щетинками. Размеры: дл. 2.77 мм, шир. 1.27 мм, толщ. 0.85 мм. Масса 1.1 мг.

Наружные семянки. Короткие, 3-лопастные (2 латеральных и вентральная), с абаксиальной стороны выпуклые, с прирастающей у основания наружной брактеей, согнутые; носик короткий, составляющий лишь 1/4—1/5 часть длины семянки. Паппус отсутствует полностью. Поверхность грубо поперечно-бугорчатая, с мучнистым налетом. Окраска семянок и носика ярко-коричневая. Размеры: дл. 2.60 мм, шир. 2.65 мм, толщ. 1.48 мм. Масса 3.1 мг.

Анатомия. Срединные семянки, занимающие промежуточное положение по анатомическому строению между крайними морфотипами (рис. 3, *Б*), в деталях здесь не описываются.

Внутренние семянки. Форма поперечного сечения округлая (рис. 3, *А*). Толщина покровов в целом: в ребрах 71—88 мкм, в ложбинках 38—55 мкм; в том числе склеренхимной зоны мезокарпия: в ребрах 24—49 мкм, между ребрами 8—11 мкм; спермодермы 19—24 мкм. Эпидерма — клетки ее прямоугольные с сильно утолщенными наружными стенками, часть из них имеет короткие сосочковидные выросты (рис. 3, *а*). Эпимезокарпий 1—2-слойный на всем протяжении, состоит из паренхимных клеток с сетчатой и точечной поровостью стенок (рис. 3, *а*), а в ложбинках (их 5) паренхима состоит из клеток с извилистыми лигнифицированными стенками. Склеренхимная зона сплошная, 1—3-слойная (в области ложбинок однослойная). Эндокарпий выражен не на всем протяжении семянки, представлен отдельными сдавленными паренхимными лигнифицированными клетками (рис. 3, *а*).

Наружные семянки. Форма поперечного сечения неравно 3-лопастная (рис. 3, *В*). Толщина покровов в целом: в адаксиальной части 547—572 мкм, в абаксиальной части 206—360 мкм, в лопастях 1138—1210 мкм; в том числе склеренхимной зоны мезокарпия: в адаксиальной части 211—220 мкм, в абаксиальной части 126—151 мкм, в лопастях 302—316 мкм; спермодермы 30—48 мкм. Эпидерма — клетки ее крупные, заметно вытянуты в тангенциальном направлении (почти вдвое длиннее, чем у внутренних), наружные стенки их менее утолщены и у большинства клеток вытянуты в волоски (рис. 3, *б*, *в*). Эпимезокарпий — структура его клеток сходна с таковой внутренних семянок, но они значительно крупнее и составляют основной объем лопастей семянки (рис. 3, *в*), в ложбинках представлен сильно склерифицированными толстостенными паренхимными клетками, отличающимися от нижележащих склереид внутреннего слоя лишь формой (рис. 3, *б*). Склеренхимная зона сплошная, на всем протяжении многослойная (18 и более слоев клеток), а в области лопастей (особенно латеральных) сильно вдается в их паренхиму (рис. 3, *В*, *б*). Эндокарпий просматривается на всем протяжении в виде 1—3 слоев клеток, аналогичных таковым внутренних семянок (рис. 3, *б*).

## *Acanthocephalus benthamianus*

Морфология. У вида регистрируется гетерокарпия Acanthocephalus-формы (XIII), находящейся на пятом (самом высоком) уровне эволюционной продвинутости. Из-за полного срастания всех одревесневающих брактей между собой корзинка, заключая внутри семянки, представляет единую синаптоспермную диаспору. Выделяются 3 морфотипа семянок, описанных ниже. Различия в размерах у них не указываются из-за их несущественности.

Внутренние семянки. По форме обратноконусовидные, из центра расширенной верхушки выходит короткий носик, в верхней трети семянки слегка изогнутые. Поверхность чешуйчато-черепитчатая или сглаженная, голая. Окраска серая или светло-коричневая. Масса 1.5 мг.

Срединные семянки. По форме, характеру поверхности и окраске сходны с внутренними семянками, но отличаются от них высоким гребневидным (в виде перепонки) медианным выростом на адаксиальной стороне семянки. Масса 1.9 мг.

Наружные семянки. Сходны с предыдущим морфотипом. Характерной отличительной чертой их является полное срастание с одревесневшей брактеей обертки. Масса семянки в обертке 7.7 мг.

Анатомия. Внутренние семянки. Форма поперечного сечения овальная (рис. 4, *А*). Общая толщина покровов в ребрах 115—220, между ребрами 55—118 мкм; в том числе эпимезокарпия 88—132 и 24—41 мкм соответственно; склеренхимной зоны 16—57 и 24—60 мкм соответственно. Эпидерма состоит из сильно сдавленных клеток, часть из них вытянута в виде сосочковидных выростов. Эпимезокарпий из 1—4 слоев крупных округлых клеток с сетчато-точечной поровостью стенок. Склеренхимная зона сплошная, ребристо-бороздчатая, 1—7-слойная (рис. 4, *А*, *а*).

Срединные семянки. Форма поперечного сечения округлая, гребенчатая (рис. 4, *Б*). Общая толщина покровов на латеральных сторонах 148—217 и 107—145 мкм соответственно в ребрах и между ребрами, на абаксиальной и адаксиальной (включая гребень) сторонах 85—107 и 38—63 мкм соответственно в ребрах и между ребрами; в том числе эпимезокарпия: на латеральных сторонах 126—195 и 5—41 мкм соответственно в ребрах и между ребрами, на абаксиальной и адаксиальной сторонах 46—88 и 5—33 мкм соответственно в ребрах и между ребрами; склеренхимной зоны: на латеральных сторонах 11—24 и 85—99 мкм соответственно в ребрах и между ребрами, на абаксиальной и адаксиальной сторонах 13—30 и 27—41 мкм соответственно в ребрах и между ребрами. Эпидерма аналогична таковой внутренних семянок, сосочковидные клетки располагаются чаще, длина сосочков, особенно на дистальной части гребня, в 1.5 раза больше (рис. 4, *Б*, *б*). Эпимезокарпий по структуре на всем протяжении сходен с таковым предыдущего морфотипа; адаксиальный гребень также

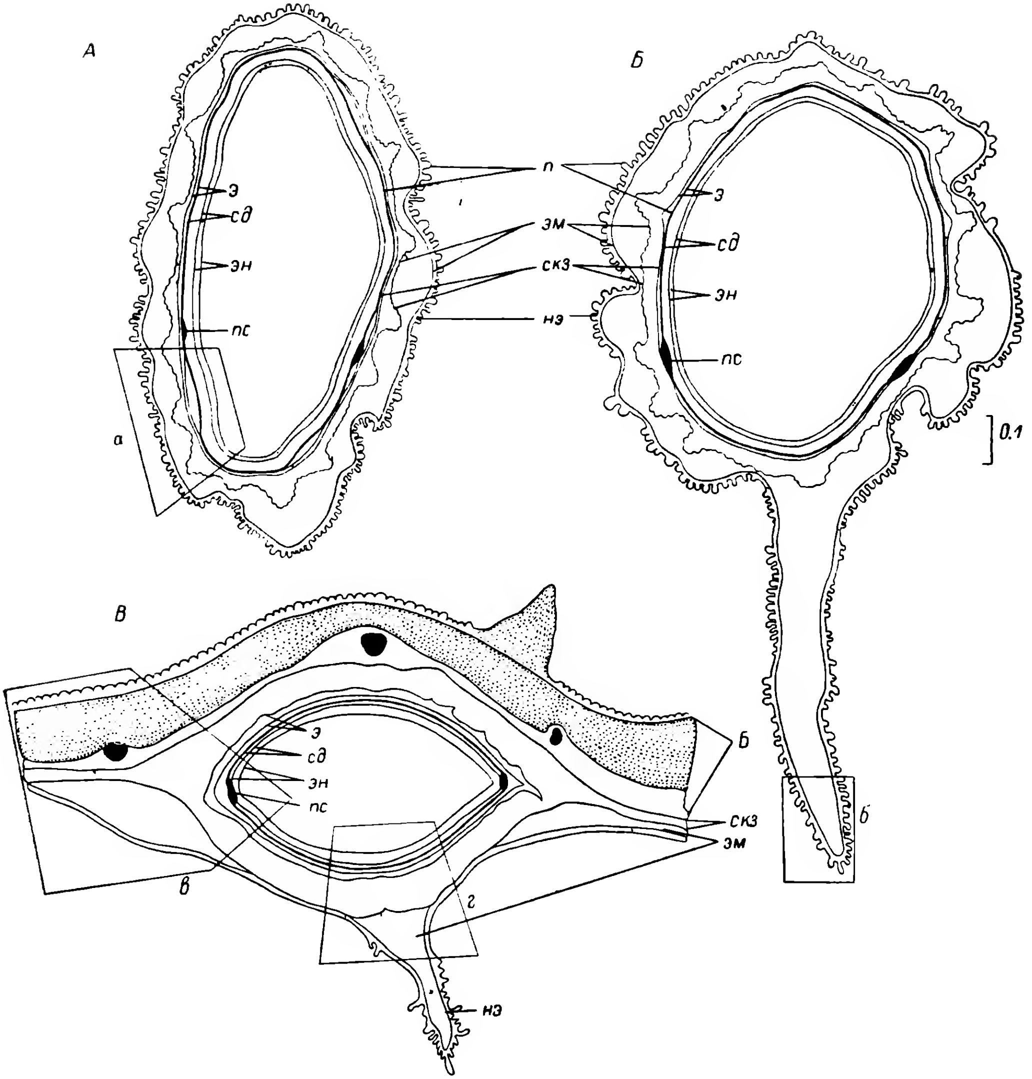


Рис. 4. Анатомическое строение триморфных семянок *Acanthocephalus benthamianus*.

Схемы поперечного сечения внутренней (*А*), срединной (*Б*) и наружной (*В*) семянок и фрагменты покровов внутренней (*а*), срединной (*б*) и наружной (*в*, *г*) семянок. *б* — брактея, *кт* — колленхимная ткань; остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

целиком состоит из клеток с сетчато-точечной поровостью оболочек (рис. 4, *б*). Склеренхимная зона сплошная, ребристо-бороздчатая, 2—8-слойная.

Наружные семянки. Форма поперечного сечения двулопастная, гребенчатая (рис. 4, *Б*). Общая толщина покровов на адаксиальной стороне 137—173, на абаксиальной стороне (измеряли до слоя колленхимы) 123—134 мкм; в том числе толщина латеральных зон гидроцитной ткани на адаксиальной стороне 52—137 мкм, на абаксиальной стороне таковая отсутствует; склеренхимной зоны: на адаксиальной стороне 115—154, на абаксиальной стороне 107—123 мкм. Эпидерма выражена лишь на адаксиальной стороне семянки; клетки ее сдавлены в большей степени, чем у предыдущих морфотипов, просветы их едва заметны, сосочковидных выростов нет, исключая дистальную часть гребня (рис. 4, *В*, *в*, *г*); толщина кутикулы заметно больше, чем у двух предыдущих морфоти-

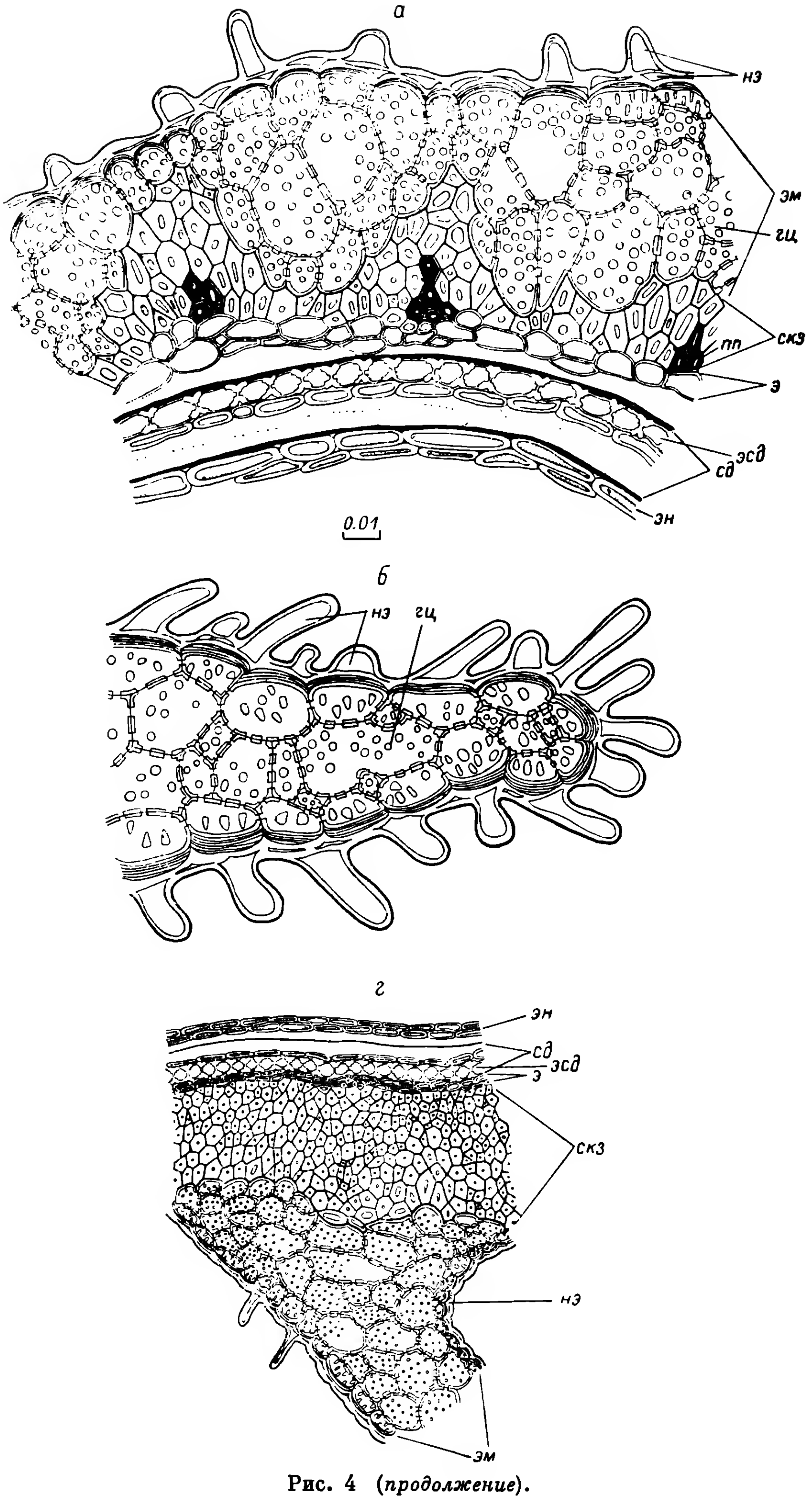


Рис. 4 (*продолжение*).

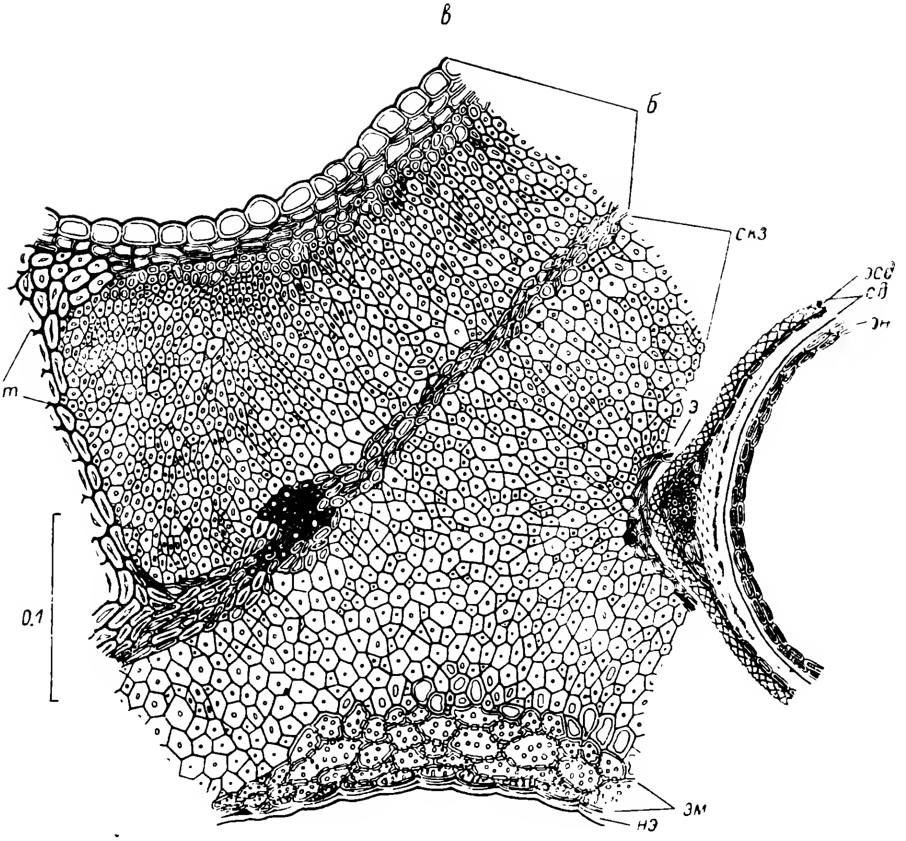


Рис. 4. (*продолжение*).

пов. Зональность мезокарпия выражена только на адаксиальной стороне семянки. Эпимезокарпий представлен тремя фрагментами — двумя латеральными (в лопастях) и одним медианным, образующим среднюю дистальную часть гребня; структура их клеток аналогична таковой у двух предыдущих морфотипов (рис. 4, *В*, *в*, *г*). Склеренхимная зона сплошная, на всем протяжении с одинаковым и очень большим числом слоев; мезокарпий абаксиальной стороны целиком сложен склеренхимой (рис. 4, *В*, *в*).

## Обсуждение результатов

У всех изученных видов морфологическая неоднородность семянок в пределах корзинки сопровождается существенными различиями в их анатомической структуре. Анатомические различия гетероморфных семянок в целом затрагивают следующие признаки:

1) форму и характер симметрии семянок в поперечном сечении;

2) мощность развития семенных покровов (перикарпия и спермодермы), а также их отдельных структур (наружной эпидермы, эпимезокарпия, склеренхимной зоны, эндокарпия);

3) размер и форму клеток, составляющих отдельные зоны в покровах семени;

4) характер выростов эпидермальных клеток перикарпия и толщину их наружных стенок и кутикулярного слоя;

5) наличие и характер локализации коричневого содержимого (дубильных веществ) в клетках перикарпия;

6) степень и тип утолщения клеточных стенок в перикарпии;

7) степень разнородности клеток, составляющих паренхимную зону (эпимезокарпий);

8) наличие и характер расположения гидроцитной ткани в перикарпии;

9) степень развития и конфигурацию склеренхимной зоны в перикарпии;

10) наличие или отсутствие четко выраженных отдельных структур в строении семянок — наружной эпидермы, эндокарпия;

11) степень выраженности спермодермы.

Попытаемся охарактеризовать кодекс анатомических признаков, присущих семянкам разных морфотипов.

Такой признак, как характер симметрии, в первую очередь проявляется в макроморфологии семянок. У исследованных видов центральным семянкам свойственна радиальная, а наружным — двулучевая симметрия. Радиальная симметрия внутренних семянок ограничивает форму их поперечных сечений в пределах овально-округлой, тогда как у краевых семянок этот признак довольно разнообразен и видоспецифичен. По-видимому, необязательно было бы ожидать выраженности свойства симметрии в анатомической структуре, однако оно здесь четко проявилось. Билатеральность формы поперечных сечений наружных семянок (как отражение их двулучевой морфологической структуры) сопровождается неодинаковым анатомическим строением их абаксиальной и адаксиальной сторон, тогда как по всей окружности поперечного сечения внутренних семянок оно практически сходно.

Данные по толщине семенных покровов в целом и каждой из зон перикарпия в отдельности однозначно свидетельствуют в пользу более мощного (иногда значительно) развития этих покровов у краевых семянок в сравнении с внутренними.

Бросаются в глаза различия в структуре наружной эпидермы перикарпия внутренних и наружных семянок. У последних клетки ее крупнее, они более разнообразны по форме и размерам, а наружные стенки эпидермальных клеток более тонкие, чем у внутренних семянок. У видов, у которых не происходит срастания семянок с брактеями (*Helminthotheca echioides*, *Lagoseris sancta*), эпидермальные клетки наружных семянок чаще и в большей степени вытянуты в волоски, чем таковые внутренних семянок. У видов, у которых семянки срастаются с листочками обертки, длинные трихомы в эпидерме, наоборот, характеризуют внутренние семянки. У *Heteracia szovitsii* имеет место еще одна примечательная особенность: наружные семянки на абаксиальной стороне лишены эпидермы из-за конгенитального срастания их с брактеями.

У наружных семянок общий объем паренхимы эпимезокарпия значительно больший, чем у внутренних семянок. Это определяется бóльшим числом слоев клеток, составляющих его, и большими их размерами. Структура эпимезокарпия наружных семянок более разнообразна по форме и размерам клеток, характеру утолщения, извилистости стенок и уровню клеточной специализации в целом в сравнении с внутренними семянками. В частности, у них возрастает объем гидроцитной ткани в эпимезокарпии, особенно в придатках семянок (крыльях, гребнях, лопастях).

Склеренхимная зона наружных семянок также более мощная по толщине, составлена бóльшим числом клеточных слоев, а радиальные размеры склереид превышают таковые внутренних семянок. Конфигурация склеренхимной зоны семянок первого морфотипа имеет тенденцию к более глубокой изрезанности, составляя основу перикарпия в районе ребер, лопастей и гребней, или к большей степени рассеченности на отдельные фрагменты (*L. sancta*) в сравнении с внутренними семянками. Эндокарпий у наружных семянок выражен в большей степени. Варианты различий этой структуры у семянок двух морфотипов могут быть следующими: а) эндокарпий имеет вид сплошного слоя клеток у наружных семянок в сравнении с отдельными клетками у внутренних (*H. szovit-*

*sii*); б) его клетки сдавлены в меньшей степени у наружных, чем у внутренних семянок (остальные виды).

Заключая сравнение анатомической структуры семянок двух морфотипов, следует отметить, что у внутренних семянок проявляются некоторые элементы недоразвития структур в сравнении с наружными. В частности, у них может отсутствовать четко выраженный эндокарпий, в меньшей степени развиты перикарпий и спермодерма. По-видимому, это объясняется особенностями онтоморфогенеза разнотипных плодов, ведь его продолжительность у центральных семянок короче. Известно, что развитие внутренних цветков в корзинке сложноцветного отстает от развития краевых, а семянки созревают все практически одновременно. С другой стороны, у наружных семянок проявляются вторичные признаки в анатомическом строении — частичное или полное срастание их с листочками обертки, билатеральность внутренней структуры, частичное исчезновение эпидермы, появление и доминирование в паренхиме перикарпия клеток с вторичным типом утолщений, бо́льшая рассеченность и изрезанность конфигурации склеренхимной зоны.

Все это подтверждает высказанную ранее на основе доказательств с использованием макроморфологических признаков идею о том, что наружные семянки в корзинках сложноцветных несут в себе больше признаков эволюционно продвинутой структуры и экологии, признаков-новообразований, чем внутренние семянки (Войтенко, 1988, 1989а, б). Однако справедливо заметить, что в анатомической структуре эта закономерность проявляется не так ярко, как во внешней морфологии плода.

Попутно отметим еще одну проявившуюся тенденцию: у всех семянок внутренние зоны покровов, окружающие зародыш, — эндосперм, спермодерма, эндокарпий и даже склеренхима — более постоянны и консервативны, чем периферические зоны перикарпия (эпимезокарпий и наружная эпидерма), которые более лабильны и видоспецифичны и в которых наблюдается больше изменений.

Особо затронем вопрос об анатомическом аспекте эволюции форм гетерокарпии у латуковых. Как уже отмечалось, изученные объекты характеризуются формами гетерокарпии, занимающими в классификации разный эволюционный уровень. Основным критерием оценки эволюционной продвинутости форм при построении этой классификации была принята степень гетероморфности плодов, относящихся к разным морфотипам (Войтенко, 1989а). Разработанная с учетом лишь макроморфологических признаков, она может получить, на наш взгляд, дополнительное анатомическое подтверждение.

Сравнивая анатомическое строение семянок исходной в классификации (самый низкий эволюционный уровень) Tragopogon-формы (I), описанное нами ранее (Войтенко, 1981), со строением семянок производной от нее Helminthotheca-формой (VIII), убеждаешься, что у I анатомические различия семянок минимальны и проявляются лишь в количественных показателях (размеры клеток, число клеточных слоев в отдельных зонах перикарпия, общая толщина покровов). У формы VIII различия между морфотипами носят уже качественный характер — билатеральность структуры наружных семянок в противоположность радиальности внутренних, наличие у первых трихомных выростов эпидермы и формирование специализированных гидроцитных тканей в перикарпии и их отсутствие у вторых, содержание дубильных веществ в наружной эпидерме внутренних и их отсутствие у наружных семянок.

Анализируя анатомию гетероморфных семянок в эволюционной линии форма VIII (*Helminthotheca*) → форма X (*Lagoseris*), также отраженной в классификации, приходится отдать предпочтение по эволюционной продвинутости форме X. У нее наблюдаются резкая перестройка формы поперечного сечения семянок двух крайних морфотипов, качественное изменение склеренхимной зоны (она становится фрагментарной, в виде отдельных тяжей в отличие от сплошной у VIII), общее мощное увеличение гидроцитной ткани, большее разнообразие типов клеточных утолщений и формы самих клеток, составляющих зоны перикарпия.

В линии VIII → XI (*Heteracia*) → XIII (*Acanthocephalus*), объединяющей формы разных эволюционных уровней (от среднего — третьего до самого высокого — пятого), в морфологии карпологических структур проявляется тенденция к постепенному охвату всех семянок корзинки брактеями. Финальной моделью в этой линии является целиком замкнутая, с одревесневшей сросшейся оберткой, многосемянковая корзинка *Acanthocephalus benthamianus*, функционирующая как единая синаптоспермная диаспора. При такой структуре немаловажное значение будут иметь доступность влаги для каждой семянки, эффективное ее накопление и мобилизация, способность к последующему прорастанию и высвобождение появляющихся проростков из «плена» обертки. Анатомически в рассматриваемой филе происходит количественное усиление модификации одной и той же структуры — гидроцитной ткани. Механизм поглощения и накопления воды у всех этих форм одинаков, а специализация наблюдается в появлении выростов у семянок (гребней, лопастей), состоящих в основном из клеток-гидроцитов. Брактеи, прирастающие к наружным семянкам у *A. benthamianus*, выполняют в основном защитную функцию и не участвуют в процессе поглощения воды.

Таким образом, анатомический анализ подтверждает наличие разных линий эволюции среди форм гетерокарпии у латуковых и неодинаковый эволюционный уровень последних.

Изучение анатомии гетероморфных плодов дает дополнительную возможность оценить важное адаптивное значение гетерокарпии. Существование различий в макро- и микроморфологии семянок в пределах корзинки мы расцениваем как проявление разных направлений их специализации: 1) лучшая защита семянок в процессе их созревания; 2) образование альтернативных моделей пространственной дисперсии плодов гетерокарпного вида; 3) закономерная и эффективная реакция семян на природные экологические условия в периоды их покоя и прорастания. Если морфологические структуры плодов у гетерокарпного вида обеспечивают его пространственное расселение, то анатомические структуры в основном ответственны за расселение вида во времени.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Войтенко В. Ф.* Гетерокарпия у растений флоры СССР. I. *Tragopogon dubius* Scop. (сем. *Asteraceae*) // Вопросы биологии семенного размножения. Ульяновск, 1981. С. 44—64. — *Войтенко В. Ф.* Гетерокарпия у растений флоры СССР. II. *Senecio jacobaea* L. (сем. *Asteraceae*) // Вопросы биологии семенного размножения. Ульяновск, 1988. С. 45—70. — *Войтенко В. Ф.* Типология и эволюция форм гетерокарпии в трибе *Lactuceae* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1989а. Т. 74, № 9. С. 1241—1257. — *Войтенко В. Ф.* Комплексный анализ гетерокарпии у *Chardinia orientalis* O. Kuntze // Биол. науки. 1989б. № 1. С. 83—91. — *Войтенко В. Ф.*, *Опарина С. Н.* Особенности анатомического строения плодов гетерокарпных видов растений // I Всесоюзная конференция по анатомии растений. Л.: Наука, 1984. С. 39—40. — *Войтенко В. Ф.*, *Опарина С. Н.* Анатомический анализ гетерокарпии в семействе *Boraginaceae* // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 5. С. 569—580. — *Baar H.* Zur Anatomie und Keimungsphysiologie heteromorpher Samen von *Chenopodium album* und *Atriplex nitens* // Sitzungsber. Keiser. Akademie Wiss. Mathem.-naturwiss. Kl. 1913. Bd 122, N 1. S. 21—40. — *Briquet J.* Les nacelles paléales,l'organisation de la fleur et du fruit dans le *Filago gallica* L. // Arch. Sci. Phys. Nat. Genève. 1917. T. 44. P. 145—150. — *Grimbach P.* Vergleichende Anatomie verschiedenartiger Früchte und Samen bei derselben Species // Bot. Jahrb. 1913. Bd 51, N 2, Beiblatt 113. S. 1—52. — *Hilger H. H.*, *Reese H.* Ontogenie der Strahlblüten und der heterokarpen Achänen von *Calendula arvensis* (*Asteraceae*) // Beitr. Biol. Pflanzen. 1983. Bd 58, N 1. S. 123—147. — *McEvoy P. B.* Dormancy and dispersal in dimorphic achenes of tansy ragwort, *Senecio jacobaea* L. (*Compositae*) // Oecologia. 1984. Vol. 61, N 2. P. 160—168. — *Misra S.* Floral morphology of the family *Compositae*. V. The seed coat and pericarp in *Verbesina encelioides* (Cav.) Benth. et Hk. F. ex A. Gray // J. Indian Bot. Soc. 1972. Vol. 51, N 3—4. P. 332—341. — *Pandey A. K.*, *Singh R. P.* Development of seed and fruit in *Dimorphotheca sinuata* DC. // Flora. 1978. Bd 167, N 1. S. 57—64. — *Roth I.* Fruits of angiosperms. Berlin; Stuttgart: Gebrüder Borntraeger, 1977.

675 p. — *Sàenz A. A.* Anatomia y morphologia de frutos de *Heliantheae* (*Asteraceae*) // Darwiniana. 1981. Vol. 23, N 1. P. 37—117.

Ульяновский педагогический
институт.

Получено 22 II 1989.

## SUMMARY

The results of the comparative anatomical investigation of heteromorphic achenes in four *Lactuceae* species are presented. The achenes represent four forms of heterocarpy in evolutionary levels. Morphological diversity of achenes is correlated with essential differences in their anatomical structure in all species studied. These differences manifest themselves through a number of characters. The code of anatomical features characteristic of fruits of two morphological types is outlined. These types are the inner and outer achenes of the heads of the heterocarpic *Lactuceae* species. Some characters of evolutionary secondary structure are recognized, which are revealed in marginal fruits. The differences found in anatomical structure of heteromorphic fruits are directed towards the better seed protection, their effective germination and, as a result, towards the greater ability of a heterocarpic species to compete with a homocarpic one. The data obtained can help in estimation of the adaptive significance of heterocarpy.

УДК 632.651 : 632.071 : 633.34

© 1990

С. А. Субботин

# УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В КЛЕТКАХ КОРНЕЙ *CLYCINE MAX* (*FABACEAE*) ПРИ ПОРАЖЕНИИ ЦИСТООБРАЗУЮЩЕЙ И ГАЛЛОВОЙ НЕМАТОДАМИ

S. A. SUBBOTIN. ULTRASTRUCTURAL CHANGES IN CELLS OF ROOTS OF *GLYCINE MAX* (*FABACEAE*) INFECTED WITH CYST AND ROOT-KNOT NEMATODES

Проведено изучение ультраструктурных изменений в клетках корней восприимчивых и устойчивых растений *Glycine max* в процессе паразитирования в них цистообразующей и галловой нематод. Показаны количественные и качественные различия в строении модифицированных клеток, выполняющих роль трофических посредников между нематодой и растением. Рассмотрены принципы эволюции модифицированных клеток.

Цистообразующие и галловые нематоды относятся к группе седентарных фитопаразитических нематод, которые, паразитируя в корнях растений, индуцируют образование так называемых питающих модифицированных клеток, выполняющих роль трофических посредников между нематодой и растением. Известно, что цистообразующие нематоды индуцируют в корнях формирование синцитиев — многоклеточных образований, возникающих в результате частичного лизиса клеточных стенок и слияния протопластов соседних клеток, а галловые нематоды — ценоцитов, сильно гипертрофированных многоядерных клеток, формирующихся в результате повторного митоза без цитокинеза (Jones, 1981; Субботин, 1986).

Гистологические и цитологические изменения в корнях сои при поражении цистообразующей и галловыми нематодами подробно исследовали многие авторы (Dropkin, Nelson, 1960; Endo, 1964, 1965, 1978; Gipson et al., 1969, 1971; Riggs et al., 1973; Jones, Dropkin, 1975; Acedo et al., 1984; Kim et al., 1986, 1987), однако количественные и качественные изменения в строении модифицированных клеток, происходящие в процессе развития нематод, а также сравнительная ультраструктура модифицированных клеток, индуцированных различными нематодами, в корнях сои не изучались. Такие исследования позволят установить закономерности формирования и функционирования модифицированных клеток и развития паразито-хозяинных отношений. В задачу настоящей работы входили сравнительное изучение и анализ цитологических изменений, возникающих в корнях различных по устойчивости сортах сои при паразитировании цистообразующей и галловой нематодами.

## Материал и методы

Проростки растений сои *Glycine max* (L.) Merr., различные по устойчивости к цистообразующей нематоде (сорт ВНИИС-1 — восприимчивый и линия

PI 90763 — высокоустойчивая), высаживали в горшки и заражали суспензией личинок и яиц цистообразующей нематоды Heterodera glycines Ichinohe, 1952 и галловой нематоды Meloidogyne javanica (Treub, 1885) Chitwood, 1949. Инвазионные нагрузки соответственно составляли в среднем 1500 и 10 000 личинок и яиц на 100 см$^3$ почвы. Корни растений, зараженные цистообразующей нематодой, изучали через 8, 12, 21 и 32 дня, а галловой — через 21 и 32 дня после внесения инокулума. Растения выращивали в вегетационном домике при искусственном освещении лампами дневного света в течение 16 ч, освещенности 4000 лк и средней температуре 21—24 °С. В каждый срок анализировали корневые системы 6 зараженных и 3 незараженных растений. Корни растений фиксировали 2.5 %-ным раствором глутаральдегида на 0.1 М фосфатном буфере (pH=7.2) и затем 1 %-ным раствором четырехокиси осмия. Дальнейшую обработку материала для световой и электронной микроскопии проводили по ранее описанным методикам (Субботин, Чижов, 1986). Относительные площади органелл модифицированных клеток определяли на каждой стадии развития нематоды по 40 фотографиям с помощью квадратной сетки (Автандилов и др., 1984). Срезы корней просматривали и фотографировали на световом микроскопе МБИ-15-2 и электронном трансмиссионном микроскопе Tesla BS-500.

## Результаты и обсуждение

Личинки второго возраста цистообразующей нематоды начинали внедряться в корни восприимчивых и высокоустойчивых растений сои примерно через 5 дней после внесения инокулума в почву. Нематоды внедрялись по всей длине корня восприимчивого сорта сои ВНИИС-1 во все его зоны. Продвигаясь внутриклеточно, они вызывали разрушение стенок и гибель протопласта клеток. Наиболее интенсивные процессы разрушения происходили при миграции нематоды через дифференцирующиеся клетки первичной коры в зоне роста и растяжения корня. Цитоплазма этих клеток становилась электронно-плотной, из нее исчезали мембранные элементы, органеллы разрушались. Содержимое вакуолей сливалось с гиалоплазмой. Зерна крахмала, ранее заключенные в пластидах, в результате деградации последних высвобождались. Ядра уменьшались в размерах, в них происходила конденсация хроматина. Основное содержимое некротизированных клеток было представлено темным хлопьевидным веществом, неравномерно распределенным по всему объему клетки. Аналогичным образом на воздействие со стороны движущейся нематоды реагировали клетки коры в других, лежащих выше, зонах корня, однако эти изменения были выражены слабее. Стенки клеток, соприкасающиеся с некротизированными клетками, были неравномерно утолщены. Плазмалемма в этих местах отступала от стенок, и в образовавшихся впячиваниях между стенкой и плазмалеммой располагались фибриллярные элементы. Таким образом, при проникновении и миграции личинок нематод в корнях происходили неспецифические патологические изменения, обусловленные механическим воздействием паразита на прилегающие клетки и ткани и ответными реакциями клеток на эти повреждения.

Мигрируя в коре корня на расстояние 1—3 мм, нематода останавливалась и индуцировала образование синцития. Просинцитиальная клетка, из которой начиналось питание, формировалась из клеток перицикла или эндодермы. В синцитий вовлекались клетки коры, перицикла и паренхимные клетки ксилемы и флоэмы. От просинцитиальной клетки лизис стенок распространялся к центру и вдоль корня. Формирующийся синцитий ограничивали лучевидные выступы ксилемы. Если нематода индуцировала образование синцития в протофлоэмной части корня, то на поперечных срезах он имел обычно овальную форму, а если в протоксилемной, то синцитий располагался вдоль луча ксилемы и имел рассеченную форму. Личинки второго возраста питались из синцитиев, имевших в среднем размеры 59×63×150 мкм (табл. I, *1*). Синцитиальные клетки имели гипертрофированные амебоидные ядра с увеличенными ядрышками, содержали большое количество цитоплазмы с плотной гиалоплазмой (табл. I, *2*). В цитоплазме располагались многочисленные митохондрии и пластиды, имеющие бóльшие размеры, чем в паренхимных клетках центрального цилиндра корней здоровых растений (см. таблицу). Митохондрии имели в основном овальную, округлую и реже разветвленную, нитевидную формы. Последние были характерны только для начальной стадии формирования синцития. Для паренхимных клеток центрального цилиндра здоровых корней были характерны митохондрии овальной и округлой форм. Пластиды синцитиальных клеток имели плотный матрикс, многие содержали крахмальные зерна. В процессе функционирования синцития происходило увеличение количества пластид с крахмальными зернами, а также увеличение размеров и количества крахмальных зерен в этих органеллах. В цитоплазме встречались пластиды с инвагинациями. Органеллы такой формы не обнаружили в паренхимных клетках здоровых корней сои. Пластиды и митохондрии в основном располагались вдоль клеточных стенок. Такое распределение этих органелл было характерно для всех стадий функционирования синцития. В синцитиальных клетках располагалось большое количество мембран эндоплазматического ретикулума (ЭР) и аппарата Гольджи. ЭР был представлен агранулярной и гранулярной формами в виде скопления пузырьков, трубочек и фрагментированных цистерн. Мембраны ретикулума неравномерно покрывали рибосомы, последние также свободно располагались и в гиалоплазме.

Возрастание количества цитоплазмы в синцитиальных клетках было сопряжено с фрагментацией центральной вакуоли, характерной для паренхимных клеток корня и

Изменение относительных площадей и размеров компонентов модифицированных клеток в процессе развития цистообразующей и галловой нематод в корнях сои

| Варианты | Относительная площадь, % | | | | Размеры митохондрий, мкм | | Размеры пластид, мкм | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | митохондрий | пластид | вакуолей | липидных капель | длинная ось | короткая ось | длинная ось | короткая ось |
| Паренхимные клетки центрального цилиндра (контроль) | 0.723±0.116 | 0.457±0.088 | 85.272±0.963 | — | 0.454±0.020 | 0.331±0.008 | 1.027±0.053 | 0.549±0.022 |
| Синцитий (личинка 2-го возраста) | 1.509±0.173 | 1.788±0.029 | 37.629±6.416 | — | 0.557±0.037 | 0.340±0.008 | 1.660±0.062 | 0.884±0.035 |
| Синцитий (личинка 3-го возраста) | 1.207±0.145 | 1.564±0.272 | 10.049±2.688 | — | 0.488±0.018 | 0.386±0.007 | 1.552±0.064 | 1.029±0.038 |
| Синцитий (личинка 4-го возраста) | 1.765±0.202 | 1.934±0.286 | 7.627±2.449 | 0.183±0.061 | 0.597±0.025 | 0.480±0.011 | 1.780±0.081 | 1.095±0.056 |
| Синцитий (белая самка) | 2.716±0.208 | 2.501±0.305 | 0.661±0.212 | 0.501±0.078 | 0.601±0.021 | 0.459±0.014 | 2.051±0.104 | 1.410±0.056 |
| Ценоциты (молодые самки) | 2.355±0.296 | 1.875±0.251 | 41.799±3.768 | 0.104±0.040 | 0.573±0.012 | 0.453±0.007 | 1.120±0.074 | 0.568±0.017 |
| Ценоциты (старые самки) | 7.718±0.393 | 8.793±0.653 | 4.192±0.512 | 0.598±0.110 | 0.538±0.015 | 0.433±0.008 | 1.056±0.056 | 0.531±0.033 |

занимающей основной их объем. В клетках синцития крупные вакуоли распадались на мелкие. Соотношение объемов вакуолей и гиалоплазмы в процессе функционирования синцития увеличивалось в пользу последней (см. таблицу).

Одновременно с интенсивным лизисом стенок синцитиальных клеток происходило и утолщение их отдельных участков. Если толщина стенок паренхимных клеток в здоровом корне составляла 0.12—0.27 мкм, то толщина внутренних стенок синцития была 0.23—1.35 мкм. Наибольшие утолщения наблюдали на наружных стенках периферического ряда клеток синцития вблизи головы нематоды. В цитоплазме синцитиальных клеток, примыкающих к голове нематоды, обнаружили протяженные трубчатые образования — так называемые питающие трубочки, продукты пищеводных желез, выделяемые нематодой в протоплазму клеток. Такие структуры наблюдали на всех стадиях развития нематоды. Их количество и протяженность в этой части цитоплазмы увеличивались в процессе функционирования синцития. Питающие трубочки обнаружены в модифицированных клетках, индуцированных многими нематодами (Субботин, 1986). Установлено, что эти трубочки соединены с отверстием полости стилета нематоды и через них происходит всасывание содержимого клеток. Появление новых питающих трубочек связано с цикличностью выделения секрета дорсальной пищеводной железы в процессе питания нематоды (Wyss, Zunke, 1986).

Личинки 3-го возраста появлялись через два дня после начала внедрения в корень. Они питались из синцитиев, имеющих в среднем размеры 80×88××350 мкм. Гипертрофированные синцитиальные клетки содержали увеличенные амебоидные ядра с ядрышками. В последних появлялись просветления, что, вероятно, указывало на их возросшую активность. Наблюдаемое уменьшение относительных площадей митохондрий и пластид по сравнению с предыдущей стадией (см. таблицу), возможно, было связано с опережающим возрастанием объема синцития по сравнению с пролиферацией органелл. Как показывают наши исследования, наибольший прирост объема синцития происходил в первые дни функционирования и затем постепенно снижался. Такое увеличение синцитиев соответствовало и увеличению объема питающейся нематоды.

Анализ распределения митохондрий по размерам показал, что относительное уменьшение средних размеров этих органелл на стадии питания личинки 3-го возраста (см. таблицу) происходит в результате значительного уменьшения количества удлиненных митохондрий. Митохондрии овальной и округлой формы на этой стадии имели бо́льшие размеры, чем митохондрии аналогичной формы на предыдущей. В цитоплазме синцитиальных клеток происходит также увеличение количества митохондрий с просветленным матриксом, на стадии питания личинки 3-го возраста и последующих стадиях они составляли около 12 % всех митохондрий на срезах. ЭР был представлен в основном агранулярной формой в виде скоплений цистерн, пузырьков и трубочек. Количество цистерн ЭР увеличилось, они часто принимали концентрическую форму (табл. I, *3*).

На стенках синцитиальных клеток, примыкающих к трахеальным элементам, происходило образование протуберанцев клеточной стенки. В таких местах наблюдали скопления ломасом (табл. I, *3*).

Личинки 4-го возраста обнаружили через 5 дней после начала внедрения в корень. Синцитии, из которых питались личинки этого возраста, имели в среднем размеры 97×90×1073 мкм. В синцитиальных клетках происходила еще бо́льшая активация ядер. В ядрышках появлялись вакуоли. Цитоплазма содержала больше митохондрий и пластид. Размеры этих органелл были увеличены (см. таблицу). Для этой стадии было характерно увеличение количества митохондрий неправильной и чашевидной формы, составляющих около

20 %, и пластид с инвагинациями, составляющих 20—30 % от общего числа этих органелл на срезах. Такое соотношение органелл этой формы сохранялось и на следующей стадии (табл. I, *4*).

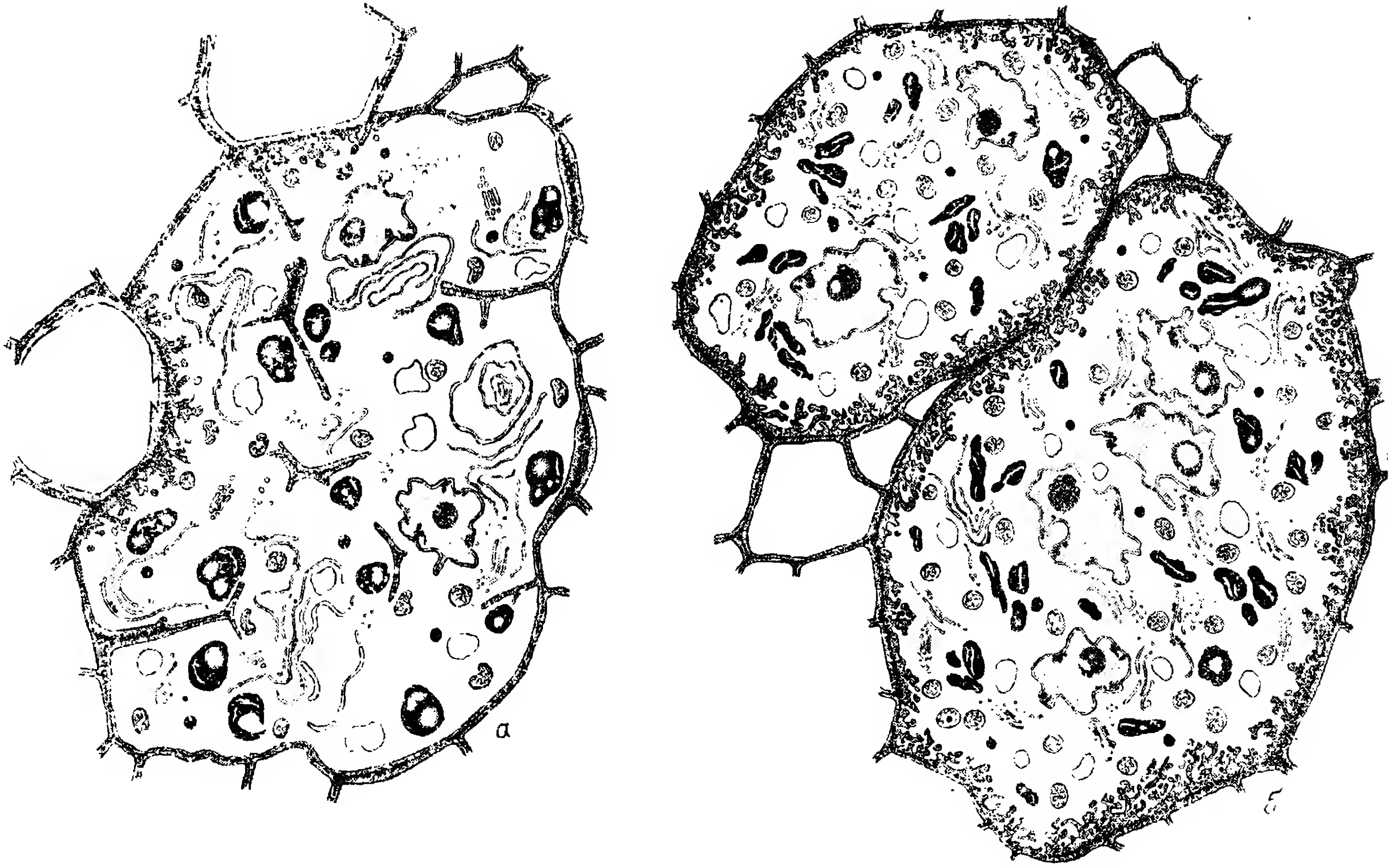
Пластиды с инвагинациями обнаружены в здоровых клетках некоторых тканях растений. Такую форму пластид и митохондрий можно интерпретировать как признак увеличения функциональной активности этих органелл за счет увеличения поверхности их контакта с цитоплазмой (Машанский, 1972; Кордюм и др., 1980). Анализ литературных данных и собственных исследований по патологии растений при поражении фитонематодами показывает, что появление в цитоплазме пластид с инвагинациями, вероятно, связано с определенным клеточным метаболизмом и характерно для определенных типов модифицированных клеток, а именно, синцитиев, индуцированных цистообразующими нематодами (Субботин, 1987а; Субботин и др., 1988), и гигантских клеток, индуцированных Meloidodera, Bellodera (Mundo-Ocampo, Baldwin, 1983, 1984; Субботин, 1988б).

В цитоплазме синцитиальных клеток на стадии питания личинки 4-го возраста обычно вдоль клеточных стенок располагались многочисленные аппараты Гольджи. Их увеличение было сопряжено с интенсивным формированием лабиринта клеточной стенки, который достигал 3.5 мкм, а утолщения внутренних стенок синцития — 2.5 мкм. В цитоплазме на этой стадии появились многочисленные липидные капли.

Белые самки нематод, откладывающие яйца в яйцевые мешки, питались из синцитиев, размеры которых в среднем составляли 115×99×1480 мкм. Диаметр ядер синцитиальных клеток составлял 14—22 мкм и был в 2—3 раза больше, чем ядер паренхимных клеток центрального цилиндра корня здоровых растений сои. Многие ядрышки содержали крупные вакуоли. Увеличились плотность гиалоплазмы, число митохондрий, пластид, аппаратов Гольджи, мембран агранулярного ЭР и липидных капель (см. таблицу). Увеличение размеров и изменение формы пластид от овальной к округлой были связаны с интенсивным отложением в них крахмала. ЭР образовывал скопления из нескольких концентрически расположенных цистерн. На стенках синцитиальных клеток, примыкающих к трахеальным элементам, толщина лабиринта клеточной стенки достигала 5 мкм (табл. I, *5*, рисунок, *а*).

Таким образом, в процессе развития цистообразующей нематоды в корнях сои происходит увеличение размеров синцития, числа клеточных органелл, последние претерпевают структурные изменения. Повышение активности клеточных органелл, образование многочисленных протуберанцев клеточной стенки в процессе функционирования синцитиев указывают на увеличение интенсивности происходящих в них процессов синтеза и транспорта веществ.

Личинки 2-го возраста цистообразующей нематоды внедрялись в корни высокоустойчивой линии сои PI 90763, вызывая некроз клеток, аналогичный некрозу в корнях восприимчивых растений. Нематоды в корнях также индуцировали образование синцитиев. Первоначально строение синцитиальных клеток в корнях высокоустойчивых растений было аналогично строению синцитиальных клеток, описанному выше, в корнях восприимчивого сорта. Вскоре после образования синцития, уже на стадии личинки второго возраста, начиналась деградация синцитиальных клеток. Цитоплазма становилась плотной, однако в ней можно было различить ядра, пластиды и митохондрии. Стенки соседних клеток, примыкающие к таким синцитиям, утолщались и лигнифицировались (табл. I, *6*). Большая часть личинок 2-го возраста погибала и только незначительная часть превращалась в личинок 3-го и затем 4-го возрастов, из которых развивались исключительно самцы. Синцитии, к которым примыкали личинки 3-го и 4-го возрастов, в основном были уже некротизированы. В темном содержимом клеток синцития располагались многочисленные лизо-



Строение модифицированных клеток, сформированных в корнях сои при паразитировании нематод.

**а — синцитий, индуцированный цистообразующей нематодой; б — ценоциты, индуцированные галловой нематодой.**

сомы. Стенки сосудов, соприкасающиеся с некротизированными клетками, были утолщены. Интенсивный некроз происходил и вокруг тела нематоды.

Таким образом, устойчивость линии сои PI 90763 была связана с типичной реакцией сверхчувствительности (СВЧ). СВЧ в устойчивых сортах и линиях сои при паразитировании цистообразующей нематоды была зарегистрирована многими исследователями (Ross, 1958; Endo, 1965; Riggs et al., 1973; Acedo et al., 1984), и ее описание во многом совпадает с нашим. Мы не обнаружили различий в скорости и интенсивности лизиса клеточных стенок при образовании синцитиев в устойчивых и восприимчивых растениях сои, как это указывал R. Rebois с соавт. (1975) при поражении Rotylenchulus reniformis. Выявленная нами лигнификация стенок клеток, окружающих отмирающий синцитий, является, вероятно, вторичной защитной реакцией, направленной на изолирование некротизированных клеток от лежащей глубже живой ткани растений.

В современной литературе по вопросам устойчивости растений нет однозначного отношения к реакции СВЧ (Вандерпланк, 1981). Согласно Л. В. Метлицкому (1987), процессы, происходящие в устойчивых растениях, сводятся к следующему: патоген вызывает образование СВЧ, погибающие клетки выделяют индукторы, которые в свою очередь вызывают в здоровых клетках синтез фитоалексинов. Последние накапливаются в некротизированных клетках до концентраций, вызывающих гибель паразита. Исследования D. Kaplan, N. Keen (1977), Kaplan и др. (1980) показали, что устойчивость растений сои к галловым нематодам обусловлена накоплением в центральном цилиндре корня, вблизи тела нематоды, известного фитоалексина сои — глицеоллина, оказывающего нематодостатическое действие на личинок нематод. Аналогичные механизмы проявляются в устойчивых растениях сои при поражении цистообразующей нематодой (Huang, Barker, 1986). Интересно отметить, что высокоустойчивая к цистообразующей нематоде линия сои PI 90763 в меньшей степени поражалась также и галловой нематодой Meloidogyne javanica, что указывает на определенную неспецифичность устойчивости растений этой линии к седентарным нематодам.

Галловая нематода Meloidogyne javanica, паразитируя в корнях растений сои сорта ВНИИС-1, индуцировала образование галлов, которые формировались в результате интенсивной гипертрофии и гиперплазии клеток корня. Апикальный рост корней, на которых формировались галлы, часто был приостановлен. Внутри галла вблизи головы нематоды обнаружили группу питающих клеток — ценоцитов, имеющих неправильную форму. Их размеры на поперечных срезах достигали 171×185 мкм, а на продольных срезах их длина иногда была более 300 мкм (табл. II, *1*, *2*). Одна нематода индуцировала в корне 5—10 ценоцитов. Известно, что нематода осуществляет поочередное питание из этих клеток, однако комплекс ценоцитов функционирует как единое целое. Размер зоны, занятой ценоцитами в галле, в среднем составлял 200×179×532 мкм.

Электронно-микроскопическое изучение галлов позволило выявить два типа ценоцитов, различающихся в структурно-функциональном отношении. В галлах, в которых питались молодые самки нематод, преобладали ценоциты с сильно вакуолизированной цитоплазмой. Ценоциты содержали многочисленные гипертрофированные амебоидной формы ядра. Ядрышки были увеличены, в них преобладал гранулярный компонент, они часто содержали крупные вакуоли. В цитоплазме по всему ее объему располагалось большое количество митохондрий и пластид с крахмальными зернами (табл. II, *3*). Эти органеллы ценоцитов имели в среднем больший размер, чем паренхимных клеток центрального цилиндра корней здоровых растений (см. таблицу). Для ценоцитов были характерны митохондрии овальной и округлой форм с просветленным матриксом. В отдельных клетках встречались единичные пластиды с инвагинациями.

Цитоплазма ценоцитов содержала скопления пузырьков, трубочек и цистерн ЭР, большое количество аппаратов Гольджи. В центральной части некоторых ценоцитов располагалась крупная вакуоль. На внутренних стенках ценоцитов почти по всему периметру был сформирован лабиринт клеточной стенки. Степень его развития на стенках была неодинакова. Клеточные стенки соприкасающихся ценоцитов иногда были утолщены и имели выраженные плазмадесменные поля.

В галлах, в которых питались старые самки, активно откладывающие яйца, преобладали ценоциты с плотной, лишенной крупных вакуолей цитоплазмой (табл II, *4*). Размеры ядер таких ценоцитов в 2—3 раза превышали размеры ядер паренхимных клеток центрального цилиндра корня. Многие ядрышки содержали крупные вакуоли, их диаметр составлял 3.0—9.6 мкм и был в 3—5 раз больше, чем диаметр нормальных ядрышек в ядрах паренхимных клеток. Гиалоплазма ценоцитов была более плотная, в ней располагалось значительно больше митохондрий, пластид, липидных капель и мембран ЭР (см. таблицу). В большинстве ценоцитов происходили уменьшение размеров пластид, потеря ими крахмальных зерен. Эти органеллы принимали неправильную форму (см. рисунок, *б*). Аналогичные изменения пластидома отмечены и в ценоцитах, индуцированных этой нематодой в корнях фасоли (Fattah, Webster, 1982). Можно полагать, что такие количественные и структурные изменения пластидного аппарата модифицированных клеток, вероятно, связаны с изменением его функции с запасающей на биосинтетическую.

На этой стадии в цитоплазме ценоцитов отмечали появление кристаллических включений, вероятно, белковой природы (табл. II, *5*). Аналогичные по строению включения обнаружены в ценоцитах, индуцированных Meloidogyne arenaria в корнях *Coleus blumei* (Jones, Northcote, 1972). Лабиринт клеточной стенки ценоцитов достигал мощного развития, его толщина составляла 4—10 мкм. В лабиринте располагались митохондрии, мембраны ЭР и многочисленные скопления пузырьков (табл. II, *6*). Разрушения клеточных стенок и слияния протопластов нескольких питающих клеток не обнаружено. Увеличенное количество органелл и значительно более развитый лабиринт клеточной стенки указывали на то, что ценоциты с плотной гиалоплазмой отличались повышенной функциональной активностью.

Строение ценоцитов, индуцированных M. javanica в корнях сои, во многом совпадает с описаниями ценоцитов, индуцированных галловыми нематодами в корнях растений других видов (Paulson, Webster, 1970; Jones, Northcote, 1972; Jones, Payne, 1978).

В галле ценоциты были окружены различными по форме, размеру и ориентации гидроцитными элементами и возникшими в результате гиперплазии паренхимными клетками. Последние имели сходное строение с паренхимными клетками центрального цилиндра корней здоровых растений. Однако некоторые из них, соприкасающиеся с трахеальными элементами, имели сформированные протуберанцы клеточной стенки, что указывает на интенсивный транспорт веществ из ксилемы через паренхимные клетки к ценоцитам.

Таким образом, ультраструктурные изменения, происходящие в синцитиях и ценоцитах, во многом сходны и определяются общей функцией, которую эти клетки выполняют. В этих модифицированных клетках происходят изменение формы и гипертрофия ядер, увеличение размеров и вакуолизация ядрышек, увеличение количества гиалоплазмы и цитоплазматических органелл: митохондрий, пластид, мембран агранулярного ЭР, аппаратов Гольджи; фрагментация вакуолей, увеличение размеров митохондрий и образование лабиринта клеточной стенки. Все эти изменения указывают на высокую метаболическую активность протопласта модифицированных клеток, на происходящие в них интенсивные процессы синтеза и транспорта веществ из соседних клеток. В процессе развития нематод функциональная активность синцитиев и ценоцитов повышается, что соответствует возрастающим в процессе онтогенеза потребностям паразита в питании. Полученные нами данные находятся в соответствии с результатами гистохимических исследований, указывающих на повышение энзимной активности в протоплазме модифицированных клеток в процессе развития цистообразующей и галловой нематод в корнях растений сои (Veech, Endo, 1969; Endo, Veech, 1970).

В строении синцитиев и ценоцитов обнаружены качественные и количественные различия. Качественные различия, вероятно, связаны с определенными особенностями формирования и метаболизма этих клеток и касаются следующего: в синцитиях не происходит митотическое деление ядер, пластиды увеличиваются в размерах, в них откладывается крахмал, появляются пластиды с инвагинациями, митохондрии неправильной и чашевидной формы, мембраны ЭР принимают концентрическую форму. В ценоцитах, напротив, происходит митотическое деление ядер, для цитоплазмы не характерны пластиды с инвагинациями и крахмалом, митохондрии неправильной или чашевидной формы, в цитоплазме появляются кристаллические включения.

Как показывает проведенный морфометрический анализ, хондриом и пластидом ценоцитов значительно более развиты, чем синцитиев. Относительные площади, занимаемые митохондриями и пластидами, в ценоцитах больше, чем в синцитиях, соответственно в 2.8 и 3.5 раза. Значительно более активен и ядерный аппарат ценоцитов. Известно, что в этих клетках ядра полиплоидны (Субботин, 1986). Проведенные нами исследования показали, что относительная площадь, занимаемая ядрами, в ценоцитах в 3.6 раза больше, чем в синцитиях. Кроме того, в ценоцитах значительно более развита система ЭР, лабиринт клеточной стенки формируется не только на стенках, примыкающих к трахеальным элементам, как у синцитиев, а почти по всему периметру клеток. Эти количественные различия в ультраструктуре клеток указывают на бóльшую интенсификацию функций ценоцитов по сравнению с синцитиями. Полученные нами результаты о большей метаболической активности ценоцитов находятся в соответствии с данными проведенных F. Gommers и V. Dropkin (1977) гистохимических исследований модифицированных клеток, индуцированных цистообразующей и галловой нематодами в корнях сои.

Изучение строения модифицированных клеток, на наш взгляд, важно для понимания развития взаимоотношений в системе паразитическая нематода—растение. Проведенный нами анализ показал, что эволюция модифицированных клеток шла по пути усложнения строения и усиления функциональной активности. Уровень усложнения модифицированных клеток в общих чертах соответствует уровню эволюционной продвинутости нематод (Субботин, 1987б, 1988а). Сравнительное изучение строений модифицированных клеток позволяет выявить основные принципы эволюции функций этих патологических образований. Мы полагаем, что в основе интенсификации работы питающих клеток лежат следующие принципы: увеличение количества протопласта клеток, увеличение числа или полимеризация органелл и интенсификация зоны контакта клеточной стенки с протоплазмой. Увеличение поверхности плазмалеммы в результате образования протуберанцев и лабиринта клеточной стенки значительно расширило функциональные возможности модифицированных клеток, позволило увеличить поступление веществ через апопласт в питающую клетку. Развитый лабиринт клеточной стенки формируется в синцитиях и ценоцитах, индуцированных соответственно цистообразующими и галловыми нематодами — наиболее эволюционно продвинутыми группами седентарных нематод. Интересно, что анализ распространения спутников ситовидных элементов с протуберанцами клеточной стенки среди травянистых двудольных и однодольных показал, что такие системы свойственны сравнительно высокостоящим в эволюционном плане таксонам (Гамалей, 1985). Таким образом, ценоциты, в которых в наибольшей степени проявляются вышеназванные тенденции, рассматриваются нами как наиболее высокоспециализированные из известных типов модифицированных клеток, индуцированных седентарными нематодами в корнях растений.

## Заключение

Цистообразующая и галловая нематоды индуцируют в корнях сои образование модифицированных клеток: соответственно синцитиев и ценоцитов. В процессе паразитирования нематод в корнях функциональная активность этих клеток повышается. Модифицированные клетки увеличиваются в размерах, в них увеличивается количество органелл, последние претерпевают структурные изменения, формируется лабиринт клеточной стенки. Выявленные качественные и количественные различия в строении синцитиев и ценоцитов, вероятно, обусловлены особенностями формирования и метаболизма этих клеток. Интенсификация функций ценоцитов выражена сильнее, чем синцитиев. Устойчивость растений линии сои PI 90763 к цистообразующей нематоде связана с развитием реакции СВЧ, которая охватывает синцитиальные клетки и клетки растения, окружающие тело нематоды. В основе эволюции модифицированных клеток лежат следующие принципы: увеличение количества протопласта, полимеризация органелл и интенсификация контакта клеточной стенки с протоплазмой.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Автандилов Г. Г., Невзоров В. П., Невзорова О. Ф.* Системный стереометрический анализ ультраструктур клеток. Кишинев: Штиинца, 1984. 168 с. — *Вандерпланк Я.* Генетические и молекулярные основы патогенеза у растений. М.: Мир, 1981. 236 с. — *Гамалей Ю. В.* Особенности загрузки флоэмы у древесных и травянистых растений // Физиология растений. 1985. Т. 32, вып. 5. С. 866—875. — *Кордюм Е. Л., Недуха Е. М., Сидоренко П. Т.* Структурно-функциональная характеристика растительной клетки в процессах дифференцировки и дедифференцировки. Киев: Наук. думка, 1980. 116 с. — *Машанский В. Ф.* Митохондрии // Атлас ультраструктуры растительных клеток. Петрозаводск, 1972. С. 82—105. — *Метлицкий Л. В.* Иммунологический контроль в жизни растений. 45-е Тимирязевские чтения. М.: Наука, 1987. 72 с. — *Субботин С. А.* Типы модифицированных клеток, индуцированных седентарными фитопаразитическими нематодами отряда Tylenchida в корнях растений // Бюл. Всесоюз. ин-та гельминтол. 1986. Вып. 45. С. 38—51. — *Субботин С. А.* Патологические изменения в корнях растений семейства сложноцветных при поражении глободерами // X Всесоюз. совещ. по нематодным болезням с.-х. культур: Тез. докл. Воронеж, 1987а. С. 129—130. — *Субботин С. А.* Гистологические и цитологические изменения в корнях растений при поражении седентарными нематодами отряда Tylenchida Thorne, 1949: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Москва, 1987б. 24 с. — *Субботин С. А.* Эволюция модифицированных клеток, индуцированных седентарными фитопаразитическими нематодами в корнях растений // Ультраструктура растений. VI Всесоюз. симпоз.: Тез. докл. Киев, 1988а. С. 227. — *Субботин С. А.* Гистологические и цитологические изменения в корнях ольхи серой при поражении Sphaeronema alni и Meloidodera alni // Бюл. Всесоюз. ин-та гельминтол. 1988б. Вып. 50. С. 59—67. — *Субботин С. А., Балахнина В. П., Осипова Е. В.* Гистологические и цитологические изменения в корнях различных по устойчивости сортов твердой пшеницы (*Triticum durum* L.) при поражении овсяной цистообразующей нематодой // Бюл. Всесоюз. ин-та гельминтол. 1988. Вып. 50. С. 68—76. — *Субботин С. А., Чижов В. Н.* Синцитий, индуцированный в корнях мяты длиннолистной при поражении Meloidoderita kirjanovae Poghossian, 1966 // Бюл. Всесоюз. ин-та гельминтол. 1986. Вып. 45. С. 52—62. — *Acedo J. R., Dropkin V. H., Luedders V. D.* Nematode populaton attrition and histopathology of Heterodera glycines — soybean associations // J. Nematol. 1984. Vol. 16, N 1. P. 48—57. — *Dropkin V. H., Nelson P. E.* The histopathology of root-knot nematode infections in soybeans // Phytopathology. 1960. Vol. 50, N 6. P. 442—447. — *Endo B. Y.* Penetration and development of Heterodera glycines in soybean roots and related anatomical changes // Phytopathology. 1964. Vol. 54, N 1. P. 79—88. — *Endo B. Y.* Histological responses of resistant and susceptible soybean varieties, and back cross progency to entry and development of Heterodera glycines // Phytopathology. 1965. Vol. 55, N 4. P. 375—381. — *Endo B. Y.* Feeding plug formation in soybean roots infected with the soybean cyst nematode // Phytopathology. 1978. Vol. 68, N 7. P. 1022—1031. — *Endo B. Y., Veech J. A.* Morphology and histochemistry of soybean roots infected with Heterodera glycines // Phytopathology. 1970. Vol. 60, N 10. P. 1493—1498. — *Fattah F. A., Webster J. M.* Fine structure of giant cells induced by Meloidogyne javanica in lima bean // J. Nematol. 1982. Vol. 14, N 4. P. 440. —

*Gipson J., Kim K. S., Riggs R. D.* Ultrastructure of early development of syncytium by Heterodera glycines in roots of soybean // Phytopathology. 1969. Vol. 59, N 8. P. 1027—1028. — *Gipson J., Kim K. S., Riggs R. D.* An ultrastructural study of syncytium development in soybean roots infected with Heterodera glycines // Phytopathology. 1971. Vol. 61, N 4. P. 347—353. — *Gommers F. J., Dropkin V. H.* Quantitative histochemistry of nematode-induced transfer cells // Phytopathology. 1977. Vol. 67, N 7. P. 869—873. — *Huang J. S., Barker K. R.* Radioimmunoassay of glyceollin 1 in soybean roots infected with race 1 of Heterodera glycines // Phytopathology. 1986. Vol. 76, N 10. P. 1139. — *Jones M. G. K.* Host cell responses to endoparasitic nematode attack: structure and function of giant cells and syncytia // Ann. Appl. Biol. 1981. Vol. 97, N 3. P. 353—372. — *Jones M. G. K., Dropkin V. H.* Cellular alterations induced in soybean roots by three endoparasitic nematodes // Physiol. Plant Pathology. 1975. Vol. 5, N 2. P. 119—124. — *Jones M. G. K., Northcote D. H.* Multinucleate transfer cells induced in coleus roots by the root-knot nematode Meloidogyne arenaria // Protoplasma. 1972. Vol. 75. P. 381—395. — *Jones M. G. K., Payne H. L.* Early stages of nematode — induced giant cell formation in roots of *Impatiens balsamina* // J. Nematol. 1978. Vol. 10, N 1. P. 70—84. — *Kaplan D. T., Keen N. T.* De novo synthesis of an isoflavonoid compound by soybeans in responses to Meloidogyne incognita infection // J. Nematol. 1977. Vol. 9, N 4. P. 274. — *Kaplan D. T., Keen N. T., Thomason I. J.* Association of glyceollin with the incompatible response of soybean roots to Meloidogyne incognita// Physiol. Plant Pathology. 1980. Vol. 16. N 3. P. 309—318. — *Kim Y. H., Kim K. S., Riggs R. D.* Morphological characteristics of syncytia in susceptible hosts infected by the soybean cyst nematode // Phytopathology. 1986. Vol. 76, N 9. P. 913—917. — *Kim Y. H., Riggs R. D., Kim K. S.* Structural changes associated with resistance of soybean to Heterodera glycines // J. Nematol. 1987. Vol. 19, N 2. P. 177—187. — *Mundo-Ocampo M., Baldwin J. G.* Host response to Meloidodera spp. (Heteroderidae) // J. Nematol. 1983. Vol. 15, N 4. P. 544—554. — *Mundo-Ocampo M., Baldwin J. G.* Comparison of host response of Cryphodera utahensis with other Heteroderidae, and discussion of phylogeny // Proc. Helminthol. Soc. Wash. 1984. Vol. 51, N 1. P. 25—31. — *Paulson R. E., Webster J. M.* Giant cell formation in tomato roots caused by Meloidogyne incognita and Meloidogyne hapla (Nematoda) infection. A light and electron microscopy study // Can. J. Bot. 1970. Vol. 48, N 2. P. 271—276. — *Rebois R. V., Madden P. A., Eldridg B. J.* Some ultrastructural changes in resistant and susceptible soybean roots following infection by Rotylenchulus reniformis // J. Nematol. 1975. Vol. 2, N 2. P. 122—139. — *Riggs R. D., Kim K. S., Gipson J.* Ultrastructural changes in Peking soybeans infected with Heterodera glycines // Phytopathology. 1973. Vol. 63, N 1. P. 76—84. — *Ross J. P.* Host-parasite relationship of soybean cyst nematode in resistant soybean roots // Phytopathology. 1958. Vol. 48, N 10. P. 578—579. — *Veech J. A., Endo B. Y.* The histochemical localization of several enzymes of soybeans infected with the root-knot nematode Meloidogyne incognita acrita // J. Nematol. 1969. Vol. 1, N 3. P. 265—276. — *Wyss U., Zunke U.* Observations on the behaviour of second stage juveniles of Heterodera schachtii inside host roots // Rev. Nematol. 1986. Vol. 9, N 2. P. 152—165.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт гельминтологии,
Москва.

Поступило 1 II 1989.

## SUMMARY

The study of ultrastructural changes in cells of soybean roots infected by cyst nematode and root-knot nematode showed that size of modified cells and the number of organelles increase, the latters undergo structural alterations and wall ingrowths formed during the nematode development. Quantitative and qualitative differences have been revealed in the structure of syncytia and coenocytes. The intensification of the coenocyte function was expressed more than the syncytium one. Hypersensitive response occurred in the roots of resistant soybean plants (PI 90763) infected with larvae of cyst nematode. The intensification of modified cell function is based on increased amount of cytoplasm, organelle multiplication and intensification of contacts between cell wall and cytoplasm.

ТОМ 75 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1990, № 3

УДК 582.475.2 : 551.794 (234.83)

© 1990

**Н. И. Непомилуева, Д. А. Дурягина**

# К ИСТОРИИ ЛИСТВЕННИЧНИКОВ СРЕДНЕГО ТИМАНА В ГОЛОЦЕНЕ (КОМИ АССР)

N. I. NEPOMILUYEVA, D. A. DURYAGINA.

ON THE HISTORY OF LARCH FORESTS OF THE MIDDLE TIMAN IN HOLOCENE (THE KOMI AUTONOMOUS SOVIET SOCIALIST REPUBLIC)

Изучение спорово-пыльцевых спектров почв из лиственничников Среднего Тимана показало, что лесная растительность развивалась в течение 4 периодов голоцена: пребореального (господствовали редколесья из ели, березы, лиственницы), бореального (березово-лиственничные леса), атлантико-суббореального (еловые леса с лиственницей), субатлантического (березовые и лиственничные леса с елью и сосной). Спорово-пыльцевые спектры четко отражают как общие зональные закономерности, так и локальные особенности растительности и указывают на большой исторический возраст лесов.

В 1976, 1981—1983 гг. ботаники Коми филиала АН СССР [1] проводили геоботанические, флористические и палинологические работы на Среднем Тимане. Это один из наиболее интересных, своеобразных и до сих пор слабо изученных районов европейского северо-востока СССР. Район исследований расположен в Тиманской северотаежной ландшафтной подпровинции, в бассейнах рек Белая Кедва, Изъель, Седью и Вежа-Вож (рис. 1). По почвенному районированию территория относится к Четласскому низкогорному почвенному округу с подзолисто-болотными, дерново-подзолистыми и кислыми неоподзоленными почвами. Долины рек пересекают гряды Тимана, сложенные известняками нижнего и среднего карбона. С поверхности они перекрыты маломощным чехлом моренных суглинков. Во многих местах известняки выходят на поверхность, образуя живописные скалы. В связи с широким распространением карбонатных пород на Тимане развиты явления карста и карстовые формы рельефа: пещеры, воронки, сухие русла, исчезающие озера.

В растительном покрове Среднего Тимана господствуют еловые леса из ели сибирской *Picea obovata*.[2] Дренированные участки заняты ельниками зеленомошной группы с участием березы пушистой *Betula pubescens*. Междуречья заболочены и покрыты редкостойными ельниками с примесью сосны *Pinus sylvestris* долгомошными и сфагновыми. В низовьях р. Седью и в левобережной части бассейна Белой Кедвы, где развиты боровые террасы или флювиогляциальные песчаные равнины, появляются сосновые леса лишайниковые и зеленомошные на песчаных гумусово-железистых подзолах. Характерной особенностью растительности Тимана является широкое распространение лиственницы сибирской *Larix sibirica*, которая образует здесь самые крупные массивы

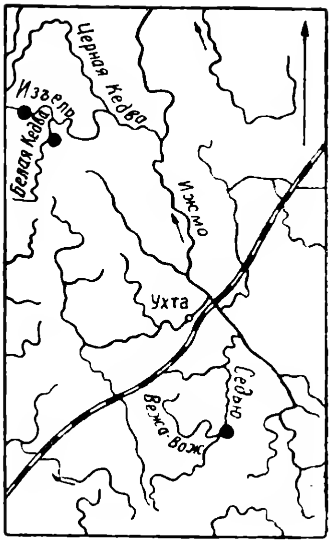
---

[1] С 1988 г. — Коми научный центр Уральского отделения АН СССР.

[2] Латинские названия видов растений приводятся по: Черепанов С. К. «Сосудистые растения СССР» (1981).

Рис. 1. Районы экспедиционных исследований на Среднем Тимане в 1976, 1981—1983 гг.

*Кружком* обозначены пункты, где отбирались образцы на спорово-пыльцевой анализ.



равнинных лиственничных лесов. Другая интересная особенность — наличие в долинах рек, на выходах известняков, скальных флористических комплексов, в составе которых, например в бассейне р. Белой Кедвы, 28 % видов сосудистых растений являются географическими реликтами (Улле, 1982). Бриофлора известняков также богата реликтовыми видами, относящимися к арктоальпийским (22 %), гипоарктоальпийским (12 %) и монтанным (21 %) элементам флоры (Железнова, 1982). Среди лиственничных лесов встречаются реликтовые ассоциации (Дылис, 1938; Юдин, 1954), развивающиеся на склонах Тимана с близким залеганием карбонатных пород и имеющие в составе редкие и реликтовые виды растений.

Изучение состава, строения и возобновления лиственничников проводилось методом пробных площадей, которые закладывались в двух типах местообитаний: на склонах речных долин с абсолютными высотами 140—160 м и на междуречных плато с абсолютными высотами от 200 до 250 м, в различных типах лиственничных лесов. На каждой пробной площади размером 20×50 м кроме геоботанических, лесоводственных и почвенных исследований (Непомилуева, 1981а) отбирали образцы на спорово-пыльцевой анализ. Для этого копали почвенный разрез до материнской породы — плиты известняка или элювия карбонатных пород. Первый образец — поверхностную пробу — брали из горизонта $A_0$ от поверхности до глубины 3 см. Остальные образцы отбирали по всему профилю через каждые 5 см. Образцы отобраны из 12 разрезов, заложенных в различных районах Среднего Тимана (рис. 1), где сосредоточены основные массивы современных лиственничников. По склонам Тиманских гряд, на междуречных плато и по склонам коренных берегов рек распространены лиственнично-еловые черничные и кислично-папоротниковые леса, лиственничники травянистые и кустарниково-разнотравные, сосново-лиственничные травянисто-брусничные, лиственнично-березовые можжевелово-луговиковые леса. В условиях карстового рельефа с неустойчивым гидрологическим режимом одним из важнейших факторов, влияющих на формирование лесов, являются пожары. Они отражаются на составе и строении древостоев, особенностях возобновления, на флористическом составе и структуре нижних ярусов, определяют весь облик долинных ландшафтов Тимана. Пожару чаще подвергаются леса, занимающие выпуклые формы рельефа, расположенные на южных склонах. В результате все лиственничники несут следы огня: обожженные стволы, большое количество сухостоя, обильное порослевое возобновление березы, содержание углей в почве, неравномерное сложение травяно-кустарничкового яруса. В зависимости от возраста гари послепожарные леса представляют различные стадии восстановительной динамики. В лиственничниках давно горевших выделяется 2—3 древесных полога: верхний из лиственницы высотой 24—28 (39) м, второй полог состоит из ели с примесью березы и лиственницы, высота его 12—14 м, третий полог четко не выражен, разреженный, сложен елью, березой, иногда сосной и единичной лиственницей. В подросте на первых стадиях восстановления после пожара господствует порослевая береза (состав: 8Б2Еед. Л). Со временем береза выпадает, а количество ели увеличивается, формируются елово-березовые, а затем березово-еловые молодняки. Возобновление лиственницы в этих условиях происходит очень медленно, часто под пологом леса вообще нет лиственничного подроста. Но в связи с долголетием этой породы, в течение 300—400 (600) лет жизни одного поколения, отмирает и постепенно выпадает ель, а на освободившихся местах (в окнах и прогалинах леса) появляются и выживают отдельные особи *Larix sibirica*. Так, постепенно на протяжении веков накапливается и формируется разновозрастный древесный ярус лиственницы (Непомилуева, 1981б).

В составе кустарникового яруса лиственничников отмечено 15 видов, из них наиболее часто встречаются *Lonicera pallasii*, *Rosa acicularis*, виды *Juniperus*, *Ribes hispidulum*, *Sorbus aucuparia*, реже *Daphne mezereum*, *Cotoneaster uniflorus*.

Травяно-кустарничковый ярус характеризуется видовым разнообразием. Доминантами в зависимости от типа леса являются *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Oxalis acetosella*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Linnaea borealis*, *Lerchenfeldia flexuosa*. Постоянно встречаются и содоминируют *Empetrum nigrum*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum bifolium*, *Rubus arcticus*, *Rubus saxatilis*. В покрове выделяется несколько эколого-ценотических групп растений: таежная свита кустарничков и лесного мелкотравья (спутники ели), лесное разнотравье, группа растений-индикаторов известьсодержащих пород, образующих флористический комплекс с лиственницей (*Lathyrus vernus*, *Vicia sylvatica*, *Saussurea alpina*, *Equisetum scirpoides*). Из более редких видов встречены *Cypripedium calceolus*, *Anemone sylvestris*, *Paeonia anomala*. Травяно-кустарничковый ярус хорошо развит, общее проективное покрытие колеблется от 50 до 80 (100 %). Моховой покров сплошной, мощный, состоит из зеленых лесных мхов (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*)[3] с небольшой примесью *Polytrichum commune* и лишайников. В высоковозрастных, давно не горевших лесах мохообразные обильно развиваются на валежнике и при основании стволов на коре (виды *Brachithecium*, *Pohlia*, *Ptilidium*, *Marschantia*). Всего в описаниях лесов с лиственницей отмечено 140 видов растений, что составляет 47 % состава конкретной флоры Среднего Тимана. По жизненным формам число видов распределяется следующим образом: деревья и кустарники — 20, травы и кустарнички — 86, мхи и лишайники — 34. Особенности флоры речных долин Тимана, не характерной для подзоны северной тайги, развитие лиственничных лесов, сложных по составу и высокопродуктивных по сравнению с зональными ельниками, постоянно привлекали внимание исследователей (Андреев, 1935; Кирпичников. 1947; Юдин, 1963, и др.). Неизбежно возникали вопросы о происхождении и возрасте флоры Тимана, естественно-исторических этапах развития растительного покрова.

Новейшие исследования четвертичной геологии (Матвеева, 1962; Лосева, 1967, 1976) свидетельствуют о том, что возвышенные равнины Тимана с конца среднего плейстоцена не покрывались ни ледниками, ни морскими трансгрессиями. Современная речная сеть начала складываться сразу же после отступания московского ледника, т. е. с конца среднеплейстоценового времени.

Самая ранняя находка пыльцы *Larix* на Среднем Тимане относится к одинцовскому межледниковью (средний плейстоцен). Она определена в отложениях с водораздела Пижма — Мыльская Рассоха (Матвеева, 1962), несколько севернее бассейна Белой Кедвы, района наших исследований.

Для выявления истории развития лиственничников по ископаемым спектрам и выяснения соответствия спорово-пыльцевых спектров поверхностных образцов почв составу растительности проведено исследование 12 поверхностных проб из различных типов лиственничного леса. Изучение спектров показало (см. таблицу), что в целом они правильно отражают характер современного растительного покрова. В общем составе спектров в основном преобладает пыльца древесных пород и кустарников (55—95 %). Участие пыльцы травянистых растений колеблется от 1 до 15 %. Максимум ее отмечен в спектрах лиственнично-березового леса кустарниково-разнотравного (оп. 5) и лиственничника разнотравного (оп. 10). Содержание спор в спектрах сильно варьирует (2—38 %). Максимальное количество их отмечено в елово-лиственничном черничнике (оп. 9) и лиственничнике разнотравном (оп. 10). В группе древесных пород доминирует пыльца ели, исключение составляют спектры проб сосново-лиственничного леса травяно-брусничного (оп. 5а и 6, доминирует пыльца сосны) и лиственничника можжевелово-луговикового (оп. 14, доминирует пыльца берез). Пыльцы лиственницы всего 0.6—5.0 %. Наибольшее количество ее (3.8—5.0 %) отмечено в спектре проб сосново-лиственничного леса (оп. 5а и 6). Состав травянистых растений беден. Это пыльца осоковых, злаков, вересковых, василистника, кипрейных, гераниевых и др. Отмечены споры зеленых и сфагновых мхов, папоротников, хвощей, плаунов, плаунка плауновидного. Несмотря на незначительную долю пыльцы трав и спор мхов и папоротникообразных в общем составе спектров и на то, что ими отражается неполный состав травяного покрова, пыльца и споры таксонов, представители которых доминируют в современном растительном покрове, встречаются в спектрах.

---

[3] Мохообразные определены Г. В. Железновой. Названия видов приводятся по: Шляков Р. Н., Константинова Н. А. «Конспект флоры мохообразных Мурманской области» (1982).

В дальнейшем при интерпретации палинологических данных и восстановлении истории лесов прошлых эпох следует учитывать, что даже самое минимальное количество пыльцы лиственницы в спектрах свидетельствует о произрастании этой породы на исследованной территории.

Мы приводим результаты палинологического изучения трех разрезов, спорово-пыльцевые диаграммы которых однотипны (рис. 2, 3, 4). Разрезы сделаны в следующих пунктах и фитоценозах: в долине р. Белой Кедвы, на южном склоне коренного берега, в лиственнично-березовом кустарниково-разнотравном лесу (одна из стадий восстановления после пожара), оп. 5, рис. 2; в долине р. Седью, на западном склоне гряды Тимана, в сосново-лиственничном травянисто-брусничном лесу (ассоциация с редкими и реликтовыми видами), оп. 6, рис. 3; в бассейне р. Изъель, на плато с абсолютной высотой 220 м, в лиственнично-березовом можжевелово-кустарничково-луговиковом лесу (коренной тип леса), оп. 8, рис. 4. По соотношению древесной пыльцы, трав и спор, а также пыльцы лиственных (в основном березы) и хвойных пород диаграммы можно разделить на 5 пыльцевых зон, соответствующих определенным фазам развития растительности.

I зона (оп. 5 и 8) характеризуется высокой долей пыльцы кустарниковых берез (15—27 %). Пыльцы древовидных берез — 25—32 %, ели — 8—10 %, довольно много пыльцы ольховника (до 20 %).

Во II зоне (оп. 5, 6 и 8) возрастает роль пыльцы древовидных берез и ели, падает роль кустарниковых берез, исчезает пыльца ольховника.

III зона (оп. 5, 6 и 8) резко отличается от предыдущих, здесь доминирует пыльца ели.

Для IV зоны характерно господство пыльцы древовидных берез (оп. 8) или сосны и ели (оп. 5 и 6).

V зона — современная.

Во всех ископаемых спорово-пыльцевых спектрах встречены единичные пыльцевые зерна лиственницы.

На основании изучения палинологического материала можно сделать заключение, что растительность на изученной территории развивалась в течение 4 фаз.

Состав субфоссильных спорово-пыльцевых спектров, %

| Состав пыльцы и спор | Современный состав древостоя | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 6Л3С1Е.Б | 6Л4Сед.Е | 10Л (I) *<br>10Е (II) | 5Л2Е3Б | 4Л4Е2Б | 6Л3Е1Бед.С | 6Л3Е1Б | 4Л6Е + Б | 5Е2Л3Б | 8Е2Лед.Б | 6Б3Л1Еед.С | 6Б4Л + Е |
| | Номера описаний | | | | | | | | | | | |
| | 6 | 5а | 10 | 14 | 2 | 3 | 11 | 7 | 12 | 9 | 8 | 5 |
| **Общий состав пыльцы и спор** | | | | | | | | | | | | |
| Пыльца древесных и кустарников | 92.5 | 94.7 | 55.2 | 88.2 | 90.0 | 87.8 | 88.4 | 84.2 | 86.7 | 60.4 | 86.0 | 75.0 |
| Пыльца травянистых и кустарничков | 2.3 | 3.6 | 14.8 | 3.5 | 3.3 | 6.1 | 6.0 | 3.1 | 1.0 | 1.9 | 1.7 | 10.8 |
| Споры | 5.2 | 1.7 | 30.0 | 8.3 | 6.7 | 6.1 | 5.6 | 12.7 | 12.3 | 37.7 | 12.3 | 14.2 |
| Количество сосчитанных пыльцевых зерен и спор | 173 | 169 | 290 | 170 | 178 | 114 | 181 | 190 | 196 | 265 | 186 | 213 |
| **Древесные породы и кустарники** | | | | | | | | | | | | |
| *Abies sibirica* | — | — | 1.2 | — | — | 1.0 | — | — | — | — | 0.6 | — |
| *Picea obovata* | 19.4 | 33.8 | 58.1 | 38.0 | 50.6 | 71.0 | 60.0 | 65.6 | 54.7 | 61.9 | 54.3 | 50.6 |
| *Larix* | 3.8 | 5.0 | 1.8 | 1.3 | 1.2 | 2.0 | 1.2 | 1.8 | 2.4 | 1.8 | 1.2 | 0.6 |
| *Pinus sylvestris* | 65.6 | 59.4 | 29.4 | 6.7 | 12.5 | 20.0 | 21.9 | 13.1 | 23.5 | 20.0 | 16.0 | 35.0 |
| *Juniperus* | — | — | — | 0.6 | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *Alnus incana* | — | — | 1.8 | 8.0 | 0.6 | — | — | — | 5.3 | — | — | — |
| *Betula* sect. *Albae* | 11.2 | 1.8 | 5.6 | 31.3 | 21.2 | 5.0 | 16.9 | 13.1 | 14.0 | 16.3 | 28.1 | 13.8 |
| *Betula* sect. *Nanae* | — | — | 1.8 | 14.0 | 13.9 | 1.0 | — | 6.2 | — | — | — | — |
| Количество сосчитанных пыльцевых зерен | 160 | 160 | 160 | 150 | 160 | 100 | 160 | 160 | 170 | 160 | 160 | 160 |
| **Кустарнички и травянистые растения** | | | | | | | | | | | | |
| *Ericaceae* | $3^+$ | $4^+$ | — | — | 36.6 | 14.0 | 40.0 | — | $2^+$ | $4^+$ | — | 12.0 |
| *Gramineae* | — | $1^+$ | — | — | 35.0 | — | 32.0 | — | — | — | — | 42.0 |
| *Cyperaceae* | — | $1^+$ | 4.6 | — | — | — | — | — | — | $1^+$ | — | 18.0 |
| *Polygonaceae* | — | — | — | — | — | — | — | $3^+$ | — | — | — | 10.0 |
| *Rumex* | — | — | — | — | — | — | 20.0 | — | — | — | — | — |
| *Ranunculaceae* | — | — | — | — | — | — | — | $1^+$ | — | — | — | — |
| *Thalictrum* | — | — | 90.7 | — | 11.8 | — | — | — | — | — | — | — |
| *Rosaceae* | — | — | — | $6^+$ | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *Geraniaceae* | $1^+$ | — | 2.3 | — | — | 56.0 | 6.0 | $2^+$ | — | — | $2^+$ | 4.0 |
| *Onagraceae* | — | — | — | — | — | 30.0 | — | — | — | — | $1^+$ | 8.0 |
| *Rubiaceae* | — | — | 2.3 | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *Asteraceae* | — | — | — | — | 16.6 | — | 2.0 | — | — | — | — | 6.0 |
| Количество сосчитанных пыльцевых зерен | 4 | 6 | 43 | 6 | 60 | 50 | 50 | 6 | 2 | 5 | 3 | 50 |
| **Споровые растения** | | | | | | | | | | | | |
| *Polypodiaceae* | — | — | 1.0 | — | 8.3 | 14.0 | — | 56.0 | — | 11.0 | 32.0 | — |
| *Equisetum* | — | — | — | — | — | 14.0 | — | 2.0 | — | — | 6.0 | — |
| *Bryales* | — | — | — | — | 50.8 | — | 81.0 | — | 69.0 | 69.0 | — | 11.0 |
| *Sphagnum* | $9^+$ | $3^+$ | 13.0 | $14^+$ | 32.5 | 28.0 | 19.0 | 41.0 | 31.0 | 5.0 | 44.0 | 10.0 |
| *Botrychium boreale* | — | — | 1.0 | — | 8.3 | 16.0 | — | — | — | — | 2.0 | 6.0 |
| *B. lunaria* | — | — | 1.0 | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| *Lycopodium lagopus* | — | — | — | — | — | — | — | — | — | 5.0 | 14.0 | — |
| *Diphasiastrum complanatum* | — | — | — | — | — | 28.0 | — | — | — | 10.0 | 2.0 | — |
| *Selaginella selaginoides* | — | — | 84.0 | — | — | — | — | 1.0 | — | — | — | 73.0 |
| Количество сосчитанных спор | 9 | 3 | 100 | 14 | 120 | 50 | 100 | 100 | 100 | 100 | 50 | 100 |

Примечание. Знак «+» показывает, что пыльца и споры даны в абсолютных числах; звездочкой отмечены I и II полог древесного яруса.

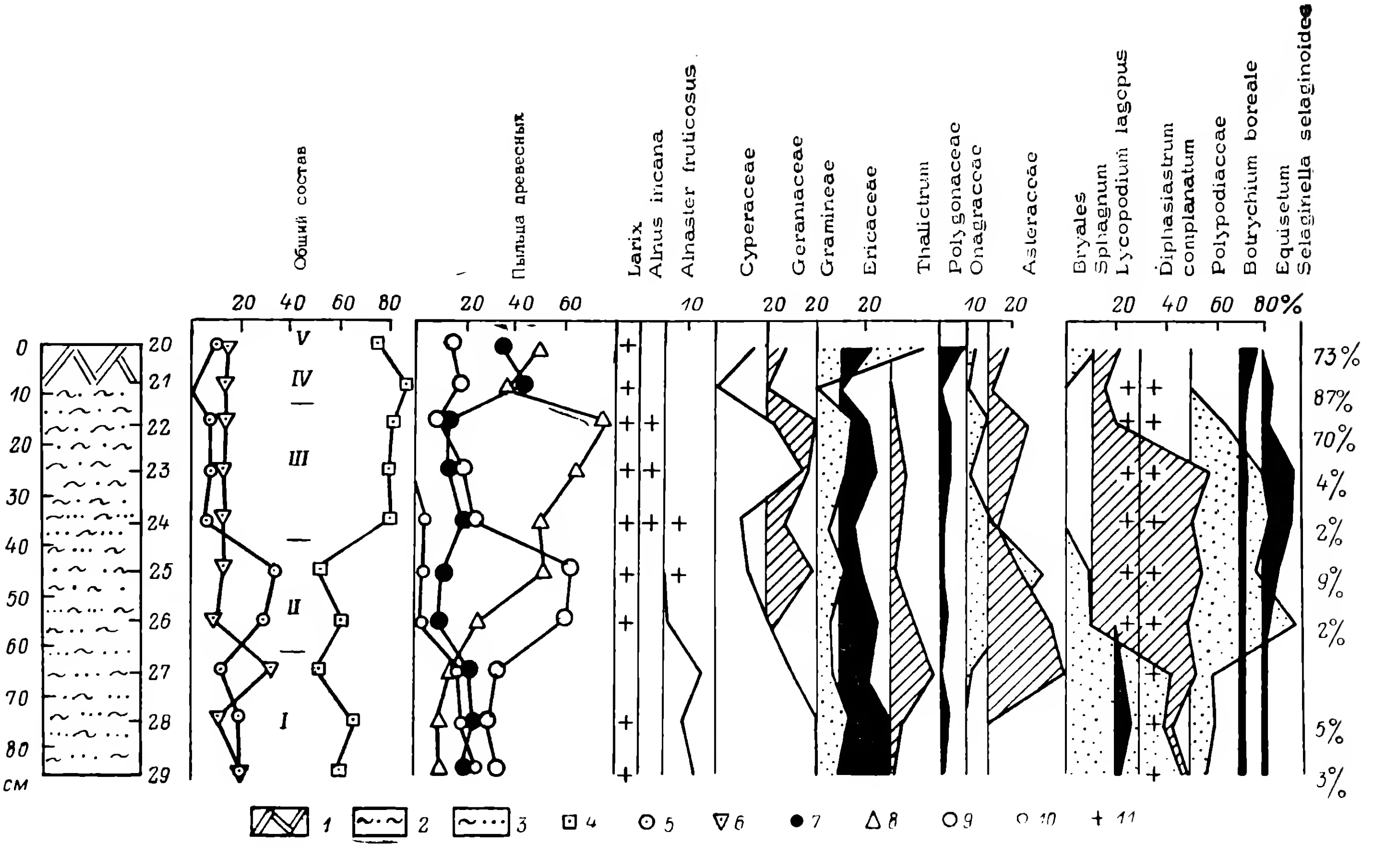


Рис. 2. Спорово-пыльцевая диаграмма почвы под лиственнично-березовым лесом кустарниково-разнотравным (оп. 5, 1981 г.).

Здесь и на рис. 3, 4: *1* — оторфованная моховая подстилка, *2* — суглинок, *3* — супесь; *4* — пыльца древесных, *5* — пыльца трав и кустарничков, *6* — споры; пыльца: *7* — сосны, *8* — ели, *9* — березы древовидной, *10* — березы кустарниковой; *11* — содержание пыльцы и спор в спектре менее 1 %.

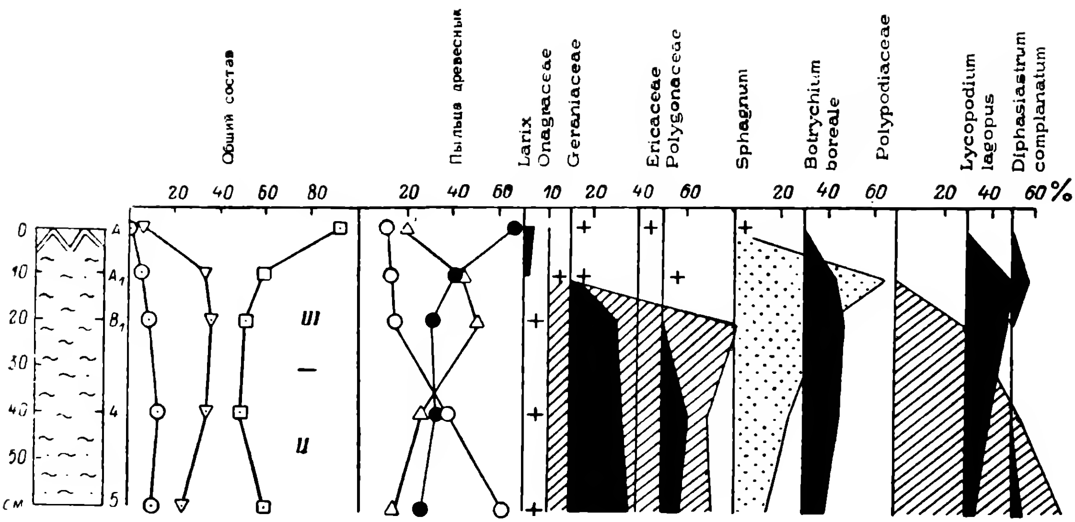


Рис. 3. Спорово-пыльцевая диаграмма почвы под сосново-лиственничным лесом травяно-брусничным (оп. 6, 1982 г.).

Первая фаза характеризуется распространением редколесий из ели, березы, лиственницы. Лиственница, возможно, играла значительную роль. Кустарниковый ярус был сложен зарослями ольховника, кустарниковой березы. В травяном покрове господствовали вересковые. В пониженных и заболоченных участках встречались осоки. На почве развивались сфагновые и зеленые мхи. В наиболее сухих и светлых местах росли злаки, виды из семейства астровых, василистник. Климатические условия первой фазы были холодными и сухими по сравнению с современными в исследуемом районе. Эта фаза соответствует пребореальному периоду голоцена (PB).

Природные условия второй фазы стали более благоприятными для развития лесной растительности. Идет облесение территории. В то время в районе были распространены березово-лиственничные леса с елью. На болотах доминировали осоки, мхи. В лесах в травяном покрове преобладали разнотравно-папоротниковые ассоциации. Фаза отнесена к бореальному периоду голоцена (BO).

Третья фаза характеризуется господством хвойных лесов таежного типа. В их состав входили ель, сосна, лиственница и пихта. В травяно-кустарничковом ярусе были распространены разнотравно-папоротниковые, осоково-разнотравно-папоротниковые ассоциации. Фаза отвечает климатическому оптимуму голоцена — атлантическому—суббореальному периоду (AT—SB).

Четвертой фазе соответствует сокращение ели, увеличение березы или сосны. В то время распространились лиственничники с березой, елью и сосной. Фаза соответствует субатлантическому периоду голоцена (SA).

Пятая фаза—современная.

Таким образом, в течение времени формирования современных почв под различными типами лиственничных лесов на исследуемой территории в составе лесов постоянное участие принимала лиственница. Роль ели была более значительной в среднем голоцене (AT—SB). Постепенное изменение растительности под влиянием климата и смены экологических условий, вызываемых самой растительностью, привело к образованию современных типов леса.

Сравнивая видовой состав современных лиственничников со спорово-пыльцевыми спектрами (см. таблицу; рис. 2—4), видим, что многие таксоны (виды,

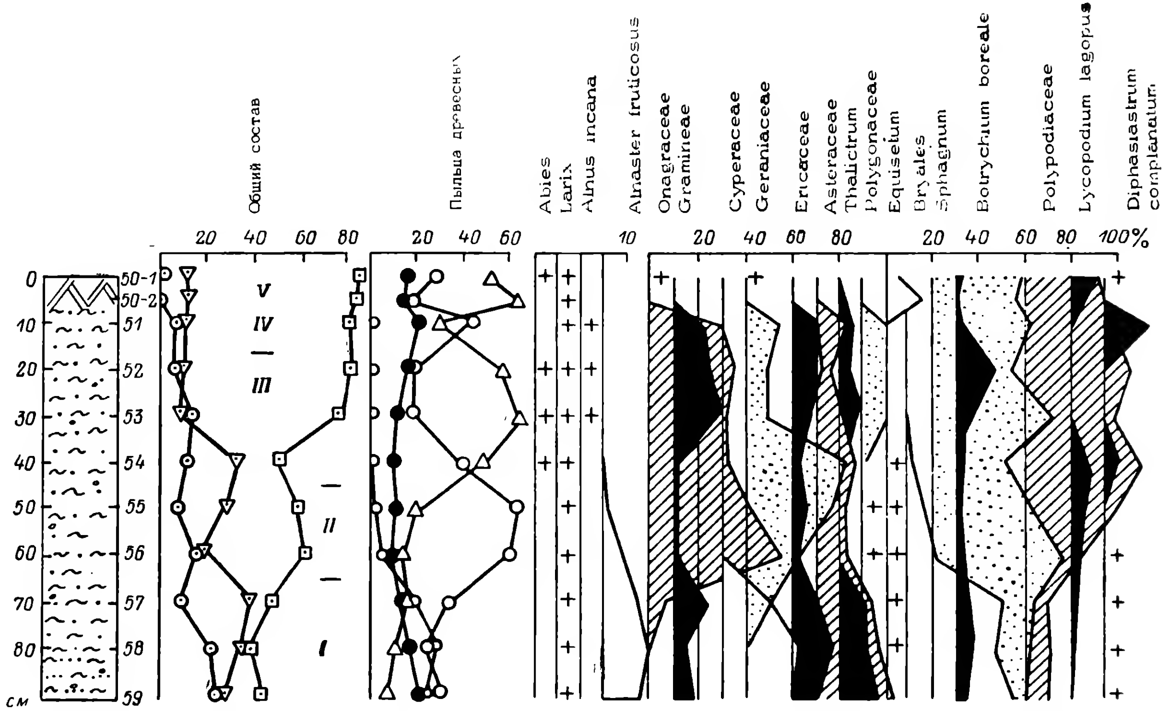


Рис. 4. Спорово-пыльцевая диаграмма почвы под лиственнично-березовым лесом можжевелово-кустарничково-луговиковым (оп. 8, 1981 г.).

роды, семейства) существуют на Среднем Тимане в течение всего голоцена. В зависимости от колебаний климата происходила смена эдификаторов и доминантов, менялась фитоценотическая структура растительного покрова, но видовой состав оставался постоянным. Преобладание в спектрах пыльцы древесных свидетельствует о том, что в течение голоцена на Среднем Тимане господствующим типом растительности были леса (березовые, еловые, лиственничные). Локальные спектры достаточно хорошо отражают особенности состава конкретных фитоценозов. Так, сопоставляя видовой состав лиственнично-березового можжевелово-кустарничково-луговикового леса с его спектром (рис. 4), замечаем, что пыльца всех доминантов (березы, злаков, вересковых) встречается в значительном обилии по всему разрезу. В спектре лиственничника гераниево-черничного пыльца гераниевых (см. таблицу) встречается в большом обилии на протяжении всего исследуемого отрезка времени. Высокое содержание в спектрах пыльцы *Pinus* и спор *Botrychium* объясняется наличием этих видов в окружающих лесных или травянистых сообществах. Гроздовник и сосна продуцируют большое количество спор и пыльцы, которые разносятся ветром и оседают под пологом лиственничников.

В спектрах нижних горизонтов почв (фазы I и II) встречается пыльца *Betula nana* (рис. 2, 4), а в составе современных лиственничников она отсутствует. В целом береза карликовая широко распространена на Среднем Тимане, но встречается в других экотопах: по окраинам болот, в тундроподобных группировках, в заболоченных лесах. В лиственничниках и на выходах известняков ее замещает *Betula humilis.* Иногда в спектрах (рис. 4) отмечается пыльца пихты. В районе исследований пихта сибирская в составе современных лесов встречается очень редко, так как здесь проходит северная граница ее ареала. Судя по встречаемости пыльцы в субфоссильных спектрах, эта особенность распространения пихты на Среднем Тимане существует по меньшей мере в течение среднего и верхнего голоцена (III—IV фазы).

Итак, спорово-пыльцевые спектры почв из лиственничников Среднего Тимана четко отражают как общие зональные закономерности, так и локальные особенности флористического состава и структуры сообществ. Палинологические данные свидетельствуют о том, что в течение всего голоцена на Среднем Тимане непрерывно развивалась лесная растительность и что исторический возраст лесов достаточно большой. Этот вывод имеет принципиальное значение не только для познания истории развития лесов, но и для обоснования их охраны.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Андреев В. Н.* Лесная растительность Южного Тимана // Тр. Поляр. комис. АН СССР. 1935. Вып. 24. С. 7—64. — *Дылис Н. В.* Типы лиственничных лесов Южного Тимана // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 4. 1938. С. 339—371. — *Железнова Г. В.* Бриофлора известняковых обнажений Среднего Тимана // Тр. Коми фил. АН СССР. 1982. № 56. С. 48—56. — *Кирпичников М. Э.* Заметка о флоре известняков по р. Белой Кедве // Бот. журн. 1947. Т. 32, № 5. С. 197—199. — *Лосева Э. И.* Стратиграфия и палеогеография плейстоцена на Среднем Тимане: Автореф. дис. . . . канд. геол.-мин. наук. Таллинн, 1967. 19 с. — *Лосева Э. И.* Опорные разрезы плейстоцена на Среднем Тимане // Вопросы стратиграфии и корреляции плиоценовых и плейстоценовых отложений северной и южной частей Предуралья. Уфа: Башк. фил. АН СССР, 1976. С. 165—218. — *Матвеева Г. В.* Новые данные по стратиграфии четвертичных отложений Среднего Тимана // Материалы по четвертичной геологии и геоморфологии СССР. Информ. сб. ВСЕГЕИ. 1962. № 52. С. 5—22. — *Непомилуева Н. И.* О сохранении таежных ландшафтов на европейском Северо-Востоке // Бот. журн. 1981а. Т. 66. № 11. С. 1616—1622. — *Непомилуева Н. И.* Лиственничные леса Среднего Тимана // Биологические проблемы Севера. IX симпоз.; Тез. докл. Ч. 1. Сыктывкар: Коми фил. АН СССР, 1981б. С. 36. — *Улле З. Г.* О флористическом комплексе на известняках в бассейне Белой Кедвы // Тр. Коми фил. АН СССР. 1982. № 56. С. 37—47. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. —*Юдин Ю. И.* Лиственничные леса // Производительные силы Коми АССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. III, ч. I. С. 157—185. — *Юдин Ю. П.* Реликтовая флора известняков Северо-Востока европейской части СССР // Материалы по изучению флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Вып. 4. С. 493—572.

Коми научный центр
Уральского отделения АН СССР,
Сыктывкар.

Получено 2 XII 1988.

## SUMMARY

The study of the spore and pollen spectra of soils in larch forests of the middle Timan showed that the forest vegetation developed during four periods of Holocene: the preboreal (when the open forests of spruce, birch and larch predominated), the boreal (the forests of birch and larch), the atlantic-subboreal (the spruce forests with larch), the subatlantic (the birch and larch forests with spruce and pine). The spore and pollen spectra reflect both common zonal patterns and local features of vegetation and they indicate the great historical age of the forests.

ТОМ 75 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1990, № 3

УДК 581.9 : 581.526.42 : 582.475 (234.86)

© 1990

Я. П. Дидух

# СОСНОВЫЕ ЛЕСА ГОРНОГО КРЫМА

Ya. P. DIDUKH. PINE FORESTS OF THE MOUNTAIN CRIMEA

Рассмотрены распространение, положение в топологическом ряду, экологические условия, ценотическая структура формаций Pineta pityusae, P. pallasianae и P. kochianae. Впервые дана классификация сосновых лесов на флористической основе. Освещены вопросы сукцессий этих лесов, площади которых сокращаются, что требует разработки мер по их защите.

## Общая характеристика

Сведения о сосновых лесах Горного Крыма в геоботанической литературе даны фрагментарно (Криштофович, 1908; Поплавская, 1925, 1948; Водопьянова, 1955; Кочкин, 1967; Шеляг-Сосонко, Дидух, 1980; Дидух и др., 1986; Шеляг-Сосонко и др., 1987), а подробная характеристика отсутствует вовсе, хотя проблемы их положения в эколого-топологическом распределении сообществ региона, классификации, динамики представляют не только большой теоретический интерес в силу дискуссионности этих вопросов, но и практический, поскольку именно сосновые леса во многом обусловливают специфику микроклимата Большой Ялты. Между тем тенденции сокращения их площадей требуют самого пристального внимания и комплексного изучения. Естественно, геоботанические исследования не могут дать ответы на все проблемы охраны и восстановления лесов, но служат научной основой их решения.

В Крыму сосновые леса представлены тремя формациями: Pineta pityusae, P. pallasianae и P. kochianae, которые приурочены к южному макросклону Главной гряды, а на северном встречаются лишь фрагментарно на южных экспозициях. Названные формации выступают как замещающиеся с повышением высоты над уровнем моря, что обусловлено сменой гидротермического режима (Дидух, 1988). При этом они встречаются в разных геоботанических районах: сообщества первой формации — в двух отдаленных друг от друга точках (мыс Айя и возле г. Судака), а остальных — лишь в центральной части гряды, в Ялтинском геоботаническом районе.

Формация Pineta pityusae аналогична средиземноморским лесам P. halepensis, P. maritimae и P. brutiae, которые приурочены к побережью моря, иногда поднимаются по каменистым склонам до 1300 м над ур. м., а на более богатых почвах сменяются маквисом или шибляком (Rikli, 1943—1948; Walter, 1956; Markgraf, 1958; Вальтер, 1974; Horvat et al., 1974). *Pinus pityusa* Stev. по отношению к названным занимает самую северную часть Средиземноморской области (Крым и Западное Закавказье). В Крыму растет на крутых главным образом южных склонах с щебнисто-каменистыми плохо развитыми сухими коричневыми щелочными сильно карбонатными (CaCO $> 20$ %) почвами, подстилаемыми известняками, и поднимается до высоты 250 м над ур. м.

Среднегодовая температура 12—13 °С, среднегодовое количество осадков 280—400 мм, которые распределяются по средиземноморскому типу (максимум выпадает осенью—весной). Дизъюнктивность распространения *P. pithyusa* объясняется как эдафическими, так и гидротермическими лимитирующими факторами. Хотя сосна прекрасно возобновляется в искусственных условиях, но характеризуется слабой конкурентной способностью, неустойчивостью к антропогенному влиянию и на более богатых почвах вытесняется шибляком из *Quercus pubescens* Willd., *Carpinus orientalis* Mill. Многие характерные для *Pinus pityusa* экотопы Южного берега Крыма (ЮБК) заняты редколесьями из *Juniperus excelsa* Bieb.

Структура лесов из *P. pityusa* обычно двухъярусная: древостой имеет высоту 5—25 м, диаметр стволов 10—50 см, V—Vб бонитет и сомкнутость крон 0.2—0.8, т. е. имеет вид редколесий. Кустарниковый ярус отсутствует, травяной покров (проективное покрытие до 60 %) формируют *Achnatherum bromoides*, *Elytrigia nodosa*, или он не развит. Флористический состав этих лесов нами опубликован ранее (Дидух и др., 1986).

Леса из *Pinus pallasiana* D. Don приурочены к горам Восточного Средиземноморья (Малой Азии, Западного Закавказья и Крыма), западнее они замещаются близким видом *P. nigra*. Эти леса произрастают в средних поясах гор на высотах от 550—600 до 1600 м, в Восточных Альпах и на Балканах — до 1500 м, в Крыму — до 800—900, местами — до 1200 м над ур. м. Их экологическая амплитуда наиболее широка в Малой Азии, там они представлены бóльшим синтаксономическим разнообразием, чем в других регионах Средиземноморья. На более теплых и сухих экотопах они сменяются *P. brutia* Ten., холодных — *P. sylvestris* L., теплых и влажных — *Fagus orientalis* Lipsky, *Castanea sativa* Mill., холодных и влажных — *Abies cilicica*, *A. nordmanniana* (Stev.) Spach., *Picea orientalis* (L.) Link. (Schmid, 1936; Schwars, 1936; Rikli, 1943—1948; Walter, 1956; Fekete, 1959; Wagenitz, 1962; Schichtl, 1967; Вальтер, 1974). В СССР *Pinus pallasiana* встречается в Западном Закавказье (единственное нахождение в районе Бетта-Тешебо Архипо-Осиповского геоботанического района) (Середин, 1980) и Горном Крыму, где проходит ее северная граница, в связи с чем эти леса характеризуются узкой эколого-ценотической амплитудой. В Крыму на южном макросклоне они образуют сплошной хорошо выраженный средний пояс от Симеиза до Малого Маяка в пределах высот от 400—450 до 800—950 м, поднимаясь отдельными языками до 1200 м над ур. м. Изолированные участки этих лесов встречаются на северном макросклоне (на запад от р. Альмы) и южном (восточнее Алушты). Растут леса на пологих и крутых скелетных щебнистых слаборазвитых бурых и коричнево-бурых почвах ($C_{0-1}$, $D_{0-1}$), подстилаемых юрскими известняками. Среднегодовая температура 7.5—10 °С, среднегодовое количество осадков 600—700 мм. У нижней границы на сухих каменистых экотопах эти леса сменяются редколесьями из *Juniperus excelsa*, на более влажных и менее щебнистых — из *Quercus pubescens*. В средней части пояса на развитых почвах они вытесняются сообществами *Quercus petraea*, в верхней — *Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica*, а на более каменистых почвах — *Pinus kochiana*. Площадь этих лесов 9 тыс. га, что составляет 4 % всей площади лесов Горного Крыма.

Ценозы крымскососновых лесов имеют два-три яруса. Древостой формирует *Pinus pallasiana*, имеющая средний возраст около 90, а максимальный — 200—250 лет, высоту деревьев 15—20, местами 23—28 м, диаметр 20—60 см, сомкнутость крон 0.6—0.8. Лучшие насаждения имеют II бонитет, но чаще распространены леса III—IV бонитета. Содоминантами древесного яруса выступают *P. kochiana*, *Quercus petraea*, *Q. pubescens*, *Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica* subsp. *moesiaca*. Подлесок высотой 50—100 см, сомкнутостью до 0.6 образуют *Cotinus coggygria*, *Juniperus oxycedrus* и *Rosa spinosissima*. Травяной покров густой (до 80 %), высотой 5—50 см. Доминантами являются *Brachy-*

*podium rupestre*, *Carex humilis*, *Pteridium tauricum* (фрагментарно), *Laser trilobum*. Флористический состав лесов приведен в таблице.

Формация Pineta kochianae приурочена к Евксинской и Кавказской провинциям и замещает здесь евросибирский вид *Pinus sylvestris* (Бобров, 1975). Леса из *P. kochiana* распространены в горах на высоте 900—2700 м над ур. м., где произрастают на сухих и свежих экотопах. В аналогичных эдафических, но более теплых условиях эти леса сменяются сообществами формации Pineta pallasianae, холодных — Abieta nordmannianae, Piceeta orientalis, субальпийской кустарниковой и травянистой растительностью. На более мощных почвах они уступают место лиственным лесам из *Fagus sylvatica*, *F. orientalis*, а на маломощных щебнистых — степной и фриганоидной растительности (Krause, 1933; Rikli, 1943—1948; Walter, 1956; Станюкович, 1973). В СССР эти леса растут на Кавказе (Большой Кавказ и Закавказье) и в Крыму, где проходит северная граница их распространения. На Кавказе они отличаются бóльшим синтаксономическим разнообразием и характеризуются доминированием *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Oxalis acetosella*. В Крыму эти леса встречаются лишь в Ялтинском геоботаническом районе (от Ялты до Алушты) и приурочены к южному макросклону наиболее высокой части Главной гряды на высоте 900—1300 м над ур. м. Отдельные их массивы имеются на северном макросклоне. Леса занимают выпуклые «лбы», каменистые обнажения главным образом южной экспозиции и произрастают на сухих и свежих маломощных бурых и темно-бурых, переходных к дерновым горно-степным почвам в условиях умеренно-прохладного и влажного климата. Среднегодовая температура 5—7 °С, среднегодовое количество осадков более 700 мм. Общая площадь этих лесов около 5 тыс. га (2.3 % площади лесов Горного Крыма). При снижении с высотой над уровнем моря в аналогичных эдафических условиях они сменяются сообществами *Pinus pallasiana*, на вершине гряды — луговыми степями, где в условиях заповедного режима наблюдается расселение сосны, на более мощных, менее щебнистых почвах замещаются буковыми и кленовыми лесами из формаций Fageta sylvatica subsp. moesiaca, Acereta stevenii, с которыми образуют смешанные сообщества. Структура лесов аналогична лесам предыдущей формации, хотя массивы старых древостоев (100—250 лет) распространены шире в силу труднодоступности их местообитаний. На границе с яйлой древостои имеют вид редколесий: стволы деревьев изогнуты, перекручены, высота их до 5 м (V—Va бонитет). Иногда значительную примесь образуют *Fagus sylvatica* subsp. *moesiaca*, *Carpinus betulus*, *Acer stevenii*, *Pinus pallasiana*, *Betula pendula* Roth. (последний только в районе Головкинского водопада). Подлесок чаще всего отсутствует или образован *Cotinus coggygria*, *Rosa tschatyrdagii* (0.2—0.4). Травяной покров высотой 10—30 см имеет проективное покрытие 20—70 % и сформирован *Carex humilis*, *Brachypodium rupestre* или *Laser trilobum*.

## Классификация сосновых лесов

Крайне сложны и дискуссионны вопросы синтаксономии сосновых лесов в силу специфики их флористического состава (Fekete, 1959). Характерной чертой является преобладание лугово-степных (из класса Festuco—Brometea) и субсредиземноморских (из порядка Quercetalia pubescentis) элементов; при этом удельный вес последних уменьшается с высотой над уровнем моря, а появляются бореальные элементы (из класса Vaccinio—Piceetalia). В составе флоры имеется большое количество эндемичных видов. Рассмотрим синтаксономический состав лесов Горного Крыма. Как мы указывали ранее (Дидух и др., 1986), леса из *Pinus pityusa* относятся нами к классу Quercetea pubescenti—petraeae, порядку Orno—Cotinetalia, союзу Jasmino—Juniperion excelsae и ассоциации Pinetum pityusae tauricum, в связи с чем мы их рассматривать здесь не будем. Весьма спорным остается вопрос классификации сосновых лесов среднего и верхнего поясов, так как единого мнения о положении аналогичных сообществ Западной Европы в системе синтаксономических единиц у сигматистов нет, и такие леса различные исследователи относят к разным классам: Querco—Fagetea (или в выделяемый из него Quercetea pubescenti—petraea), Quercetea roboripetraea Br.-Bl. ex Tx., 43, Erico—Pinetea Horvat, 59 и др., в одних случаях, рассматривая на уровне отдельных ассоциаций, в других— союзов (например, Orno—Ericion cornae Horvat, 56). Анализ многочисленной литературы (Fekete, 1959; Jakucs, 1961; Horvat et al., 1974; Matuszkiewicz, 1981) свидетельствует, что мы еще далеки от окончательного решения проблемы классификации сосновых лесов в целом, в связи с чем необходимо изложить позиции, на основе которых строилась такая классификация для Крыма. Как показал сравнительный анализ флоры и ценотического состава лесов из *Pinus pallasiana*, *P. kochiana* и лиственных лесов, сосновые леса хотя и занимают разные высотные пояса, но по флористическому составу более близки (57 % видового сходства) между собой, чем с флорой пушистодубовых или скальнодубовых лесов (30—42 %), не говоря уже о лесах более мезофильного облика (грабовых, буковых и т. д.). Сосновые леса характеризуются общими доминантами травяного покрова (*Brachypodium rupestre*, *Carex humilis*, *Laser trilobum*), в то время как состав доминантов лиственных лесов значительно отличается (Дидух, 1988). Для сосновых лесов характерно большое число гелиофильных видов, которые не встречаются в лиственных лесах, а присущи главным образом луговым степям яйлы (*Antennaria dioica*, *Aster amelloides*, *Bupleurum exaltatum*, *Carex humilis*, *Carlina vulgaris*, *Cerastium biebersteinii*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Hypericum linarioides*, *Luzula multiflora* Petz., *Polygala comosa*, *Gentiana cruciata*, *Pedicularis sibthorpii* Boiss., *Pulsatilla taurica*, *Ranunculus polyanthemus*, *Rosa tschatyrdagii*, *R. spinosissima*, *Scabiosa columbaria*, *Scorzonera crispa*, *Trifolium alpestre*, *T. hybridum* L., *T. montanum* L.), каменистым обнажениям (*Centaurea declinata*, *Echinops armatus*), а также специфичных для этих лесов (*Adenophora taurica* (Sukacz.) Juz., *Betula pendula*, *Goodyera repens*, *Inula conyza*, *Pteridium tauricum*, виды рода *Rubus*). С другой стороны, в этих лесах отсутствует целый ряд характерных для лиственных лесов видов (*Tamus communis* L., *Polygonatum latifolium* Desf., *P. multiflorum* (L.) All., *Orchis pallens* L., *O. provincialis* Balb., *Ornithogalum ponticum* Zahar., *Lathyrus rotundifolius* Willd., *Geum urbanum* L., *Hesperis pycnotricha* Borb. et Degen, *Dentaria quinquefolia* Bieb., *Corydalis marschalliana* Pers., *Carex polyphylla* Kar. et Kir., *C. contiqua* Hoppe, *Bromopsis benekenii* (Lange) Holub, *Brachypodium sylvaticum* и др.).

Все изложенное свидетельствует о том, что леса Горного Крыма из *Pinus pallasiana* и *P. kochiana* следует рассматривать в составе одного синтаксона определенного ранга. При таком подходе их нельзя отнести к классу Quercetea pubescenti—petraeae, поскольку если леса среднего пояса из *P. pallasiana* и укладываются в этот класс (порядок Orno—Cotinetalia), то леса верхнего пояса из *P. kochiana* не могут быть в него включены. Сказанное убеждает нас в том, что более приемлемой является точка зрения, согласно которой названные сосновые леса Горного Крыма следует рассматривать в составе класса Erico—Pinetea Horvat, 1959 и порядка Erico—Pinetalia Horvat, 1959. W. Matuszkiewicz (1981) характеризует этот класс как реликтовые ксеротермические лесные сообщества с доминированием сосны, произрастающие на известняковых породах в сухих экотопах южной части Европы. Эти сообщества флористически богаты, включают комбинации ксеротермических и кальцефильных видов присредиземноморского типа с участием боровых элементов.

Как видно из таблицы, леса среднего и верхнего поясов различаются между собой тем, что в первых бóльшее участие принимают петрофилы и мезофилы средиземноморского родства, а во вторых — лугово-степные яйлинские и бо-

## Диагностическая таблица синтаксонов лесов из *Pinus pallasiana* и *P. kochiana* Горного Крыма

| Синтаксоны | Порядок Erico—Pinetalia | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | союз | | | | | | |
| | Brachypodio—Pinion (pallasianae) | | | Caricoso (humilis)—Pinion (kochianae) | | | |
| | ассоциация | | | | | | |
| | Brachypodio—Pinetum pallasianae | Junipero—Pinetum pallasianae | Lasero—Pinetum pallasianae | Inulo—Pinetum kochianae | Thymo—Pinetum kochianae | Brachypodio—Pinetum kochianae | Physospermo—Pinetum kochianae |
| Количество описаний | 10 | 11 | 20 | 10 | 9 | 12 | 7 |
| Номер фитоценона | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
| **Характерные виды союза Brachypodio—Pinion (pallasianae)** | | | | | | | |
| *Pinus pallasiana* D. Don | V | V | V | I | — | I | — |
| *Sorbus torminalis* (L.) Crantz. | III | III | IV | — | — | I | — |
| *Euonymus verrucosa* Scop. | I | I | III | I | I | — | — |
| *Lithospermum purpureo-caeruleum* L. | II | III | III | I | — | I | II |
| *Coronilla coronata* L. | III | II | I | III | I | — | — |
| *Paeonia daurica* Andr. | II | — | II | — | — | I | II |
| *Laserpitium hispidum* Bieb. | II | I | I | II | I | — | — |
| *Dictamnus gymnostylis* Stev. | II | I | I | I | — | I | — |
| *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce | I | I | II | — | — | — | — |
| *Inula conyza* DC. | I | I | I | — | — | — | — |
| *Clematis vitalba* L. | I | I | I | — | — | — | — |
| *Pteridium tauricum* (C. Presl) V. Krecz. | — | I | I | — | — | — | — |
| *Poterium polygamum* Waldst. et Kit. | — | I | I | — | — | — | — |
| *Lathyrus laxiflorus* (Desf.) O. Kuntze | — | I | I | — | — | — | — |
| **Характерные виды союза Caricoso (humilis) — Pinion (kochianae)** | | | | | | | |
| *Pinus kochiana* Klotzsch ex C. Koch | I | II | II | V | V | V | V |
| *Galium verum* L. | I | I | I | I | IV | IV | II |
| *Hypericum linarioides* Bosse | — | I | — | II | III | II | I |
| *Primula vulgaris* Huds. | I | I | II | I | III | IV | II |
| *Fagus sylvatica* L. | I | I | II | I | II | III | II |
| *Acer stevenii* Pojark. | — | — | I | II | — | I | II |
| *Campanula bononiensis* L. | — | — | — | I | I | I | II |
| *Lapsana communis* L. | — | I | I | — | IV | II | IV |
| *Salvia glutinosa* L. | — | — | I | — | III | II | IV |
| *Sideritis taurica* Steph. ex Willd. | I | — | — | — | III | I | II |
| *Potentilla micrantha* Ramond. ex DC. | — | — | — | II | I | II | — |
| *Elytrigia strigosa* (Bieb.) Nevski | — | — | — | II | II | — | — |
| *Galium boreale* L. | — | I | I | I | — | III | II |
| *Veronica taurica* Willd. | I | I | — | II | I | — | — |
| *Alchemilla tyttantha* Juz. | — | — | — | I | I | I | — |
| *Trifolium alpestre* L. | — | — | — | — | I | II | — |
| **Характерные виды ассоциации Brachypodio—Pinetum pallasianae** | | | | | | | |
| *Bupleurum exaltatum* Bieb. | V | — | — | I | I | — | I |
| *Solidago virgaurea* L. | V | — | I | II | III | IV | I |
| *Leontodon asperus* (Waldst. et Kit.) Boiss. | V | — | I | II | I | I | — |
| *Cotinus coggygria* Scop. | III | — | — | I | — | — | — |
| *Asperula stevenii* V. Krecz. | III | — | — | — | — | — | — |
| *A. galioides* Bieb. | III | I | I | II | — | — | — |
| *Scabiosa columbaria* L. | III | I | — | I | I | I | II |
| *Carex cuspidata* Host | II | I | I | — | I | I | — |
| *Cephalaria coriacea* (Willd.) Steud. | II | I | — | II | — | — | — |

| Номер фитоценона | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Centaurea sterilis* Stev. | II | I | I | — | — | — | — |
| *Scorzonera crispa* Bieb. | II | — | — | I | — | — | — |
| *Seseli dichotomum* Pall. ex Bieb. | II | I | — | — | — | — | — |
| *Jurinea sordida* Stev. | II | — | — | — | — | — | — |
| *Pulsatilla taurica* Juz. | II | — | — | — | — | — | — |
| *Allium marschallianum* Vved. | II | — | — | — | — | — | — |
| *Cachrys alpina* Bieb. | I | — | — | — | — | — | — |
| *Goodyera repens* (L.) R. Br. | I | — | — | — | — | — | — |
| Характерные виды ассоциации Junipero—Pinetum pallasianae | | | | | | | |
| *Juniperus oxycedrus* L. | — | V | I | — | — | — | — |
| *Quercus pubescens* Willd. | I | IV | I | — | — | — | — |
| *Dorycnium herbaceum* Vill. | II | IV | II | — | II | — | — |
| *Berberis vulgaris* L. | — | IV | I | — | — | — | — |
| *Pyracantha coccinea* (L.) M. Roem. | — | IV | II | — | — | I | — |
| *Ligustrum vulgare* L. | I | III | I | — | I | — | — |
| *Carex hallerana* Asso | — | III | I | — | — | — | — |
| *Sorbus graeca* (Spach) Lodd. ex Schauer | — | III | — | — | I | — | — |
| *Carpinus orientalis* Mill. | — | II | — | — | — | — | — |
| *Limodorum abortivum* (L.) Sw. | | | | | | | |
| Характерные виды ассоциации Lasero—Pinetum pallasianae | | | | | | | |
| *Cornus mas* L. | — | II | IV | — | — | I | — |
| *Acer campestre* L. | — | — | IV | — | — | I | II |
| *Crataegus curvisepala* Lindm. | I | I | IV | — | — | — | — |
| *Pyrola chlorantha* Sw. | — | I | IV | II | I | I | I |
| *Viola mirabilis* L. | II | I | IV | — | — | II | II |
| *Platanthera chlorantha* (Cust.) Reichenb. | — | I | IV | — | — | I | II |
| *Carpinus betulus* L. | — | — | III | III | — | I | II |
| *Hedera taurica* Carrière | — | I | II | — | — | — | — |
| Характерные виды ассоциации Inulo—Pinetum kochianae | | | | | | | |
| *Helianthemum orientale* (Grosser) Juz. et Pozd. | — | — | — | IV | II | I | — |
| *Carlina vulgaris* L. | I | I | I | IV | I | I | — |
| *Pyrethrum corymbosum* (L.) Scop. | — | — | — | III | — | I | — |
| *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch. | — | — | — | II | — | — | — |
| *Pyrola rotundifolia* L. | — | — | — | II | — | I | I |
| *Chamaecytisus polytrichus* (Bieb.) Rothm. | — | — | — | II | — | — | — |
| *Polygala comosa* Schkuhr | — | — | — | IV | I | — | — |
| *P. andrachnoides* Willd. | — | — | — | II | — | — | — |
| *Genista scythica* Pacz. | II | I | — | II | — | I | — |
| *Androsace taurica* Ovcz. | — | — | — | I | — | — | — |
| *Anthericum ramosum* L. | — | — | — | I | — | — | — |
| Характерные виды ассоциации Thymo—Pinetum kochianae | | | | | | | |
| *Thymus callieri* Borb. ex Velen. | II | III | I | III | V | I | — |
| *Hieracium umbellatum* L. | — | — | — | — | IV | I | — |
| *Iberis saxatilis* L. | — | — | — | II | III | — | — |
| *Cerastium biebersteinii* DC. | I | — | I | — | III | — | — |
| *Alopecurus vaginatus* (Willd.) Pall. ex Kunth | — | — | — | I | II | — | — |
| *Ranunculus polyanthemos* L. | — | — | — | — | II | — | I |
| *Ajuga genevensis* L. | — | — | — | I | II | I | — |
| *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. | — | — | — | — | I | — | — |
| Характерные виды ассоциации Physospermo—Pinetum kochianae | | | | | | | |
| *Mercurialis perennis* L. | I | I | — | — | I | — | V |
| *Physospermum cornubiense* (L.) DC. | IV | — | III | I | I | II | V |
| *Asperula odorata* L. | — | — | — | — | — | I | II |
| *Hypericum montanum* L. | — | — | — | — | — | — | II |

*Продолжение*

| Номер фитоценона | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Характерные виды порядка Erico—Pinetalia, класса Erico—Pinetea и прочие виды ассоциаций | | | | | | | |
| *Galium mollugo* L. | V | IV | V | IV | V | V | IV |
| *Teucrium chamaedrys* L. | V | V | III | IV | V | V | IV |
| *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce | V | III | I | IV | II | II | II |
| *Brachypodium rupestre* (Host) Roem. et Schult. | IV | V | V | II | II | V | II |
| *Laser trilobum* (L.) Borkh. | IV | I | V | III | II | III | IV |
| *Galium tauricum* (Pall. ex Willd.) Roem. et Schult. | IV | II | I | III | V | II | III |
| *Bromopsis cappadocica* (Boiss. et Bal.) Holub | IV | I | I | III | V | IV | — |
| *Campanula taurica* Juz. | IV | I | I | IV | I | — | — |
| *Cirsium laniflorum* (Bieb.) Fisch. | III | II | II | II | V | III | IV |
| *Carex humilis* Leyss. | III | III | II | V | V | III | II |
| *Pimpinella lithophila* Schischk. | III | III | I | III | IV | I | — |
| *Hieracium gentile* Jord. ex Boreau | III | IV | I | III | II | I | — |
| *Clinopodium vulgare* L. | II | II | II | — | II | IV | III |
| *Euphorbia agraria* Bieb. | II | I | I | II | I | I | I |
| *Coronilla varia* L. | II | I | — | I | I | II | II |
| *Origanum vulgare* L. | II | I | I | I | — | II | III |
| *Geranium sanguineum* L. | II | I | III | II | I | III | I |
| *Echinops armatus* Stev. | II | I | II | — | I | II | II |
| *Rosa tschatyrdagii* Chrshan. | II | II | III | III | IV | IV | IV |
| *Euphorbia amygdaloides* L. | II | I | III | — | I | IV | III |
| *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. | II | II | III | III | — | I | — |
| *Vincetoxicum laxum* (Bartl.) Gren. et Godr. | II | I | I | I | I | I | II |
| *Polygala major* Jacq. | II | I | I | II | I | I | — |
| *Viola sieheana* W. Beck. | — | II | I | I | I | I | I |
| *Dactylis glomerata* L. | — | I | III | I | IV | V | IV |
| *Fragaria vesca* L. | I | I | II | I | III | IV | I |
| *Viola reichenbachiana* Jord. ex Boreau | I | III | III | III | III | V | III |
| *Poa nemoralis* L. | I | II | I | II | IV | IV | II |
| *Rosa canina* L. | I | III | V | I | — | II | — |
| *Inula ensifolia* L. | V | II | I | V | — | — | — |
| *Filipendula vulgaris* Moench | — | I | I | II | III | IV | I |
| *Convallaria majalis* L. | — | I | II | — | I | I | II |
| *Melica nutans* L. | — | I | I | I | II | III | — |
| *Rubus tauricus* Schlecht. ex Juz. | I | II | II | — | I | II | II |
| *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. | I | II | I | I | I | I | II |
| *Orthilia secunda* (L.) House | I | — | I | I | II | II | I |
| *Centaurea declinata* Bieb. | I | IV | — | IV | II | I | — |
| *Carex digitata* L. | — | I | I | I | I | — | II |
| *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. | I | — | — | — | III | I | II |
| *Helianthemum stevenii* Rupr. ex Juz. et Pozd. | II | I | II | I | — | — | — |
| *Alyssum calycocarpum* Rupr. | II | — | — | I | — | — | — |
| *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wolosczc.) Klaskova | II | II | — | — | — | — | — |
| *Festuca rupicola* Heuff. | I | — | — | I | I | — | — |
| *Salvia tomentosa* Mill. | — | II | I | — | I | II | — |
| *Hieracium cymanthum* (Naeg. et Peter) Juxip | — | II | — | — | — | — | — |
| *Inula aspera* Poir. | — | II | — | — | — | — | — |
| *Brachypodium sylvatica* (Huds.) Beauv. | — | — | — | I | I | — | — |
| *Betonica fusca* Klok. | — | — | — | I | — | III | — |

реальные виды. На основе обработки полученных данных названные леса нами отнесены к двум союзам — соответственно Brachypodio—Pinion (pallasianae) и Caricoso (humilis)—Pinion (kochianae). Союзы включают соответственно 3 и 4 ассоциации, занимающие разные экологические ниши, и отличаются между собой хорошо выраженными блоками диагностических видов: первые являются характерными видами класса Quercetea pubescenti—petraea и приурочены к среднему поясу, а вторые — включают виды, характерные для классов Querco—Fagetea и Festuco—Brometea верхнего пояса.

Ассоциация **Brachypodio—Pinetum pallasianae (ass. nov.)** центральная и занимает наиболее типичные для этих лесов экотопы главным образом на южном макросклоне с маломощными бурыми почвами, подстилаемыми известняком, местами выходящим на поверхность. Диагностический блок формируют лугово-степные, имеющие широкую эколого-ценотическую амплитуду, и облигатно петрофильные виды (см. таблицу). Ассоциация представлена фациями, выделенными по доминанту травяного покрова, — Brachypodio—Pinetum pallasianae brachypodiosum rupestre и Brachypodio—Pinetum pallasianae caricosum humilis.

Ассоциация **Junipero—Pinetum pallasianae (ass. nov.)** приурочена к нижней части среднего пояса, буро-коричневым почвам и является связующим звеном сосновых лесов с гемиксерофильными лиственными лесами нижнего пояса растительности. Характерными для ассоциации являются типичные южнобережные субсредиземноморские элементы пушистодубовых лесов и можжевеловых редколесий порядка Orno—Cotinetalia. Они представлены фацией Junipero—Pinetum pallasianae brachypodiosum rupestre.

Ассоциация **Lasero—Pinetum pallasianae** является связующим звеном сосновых с мезофитными лиственными лесами верхней части пояса и выступает как замещающая по отношению к предыдущей ассоциации. Она формируется на более богатых кислых и мощных бурых почвах, в условиях содоминирования лиственных пород *Quercus petraea*, *Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica* и др. Характерными видами в ней выступают мезофилы лиственных лесов, названные в таблице. Ассоциация включает фации Lasero—Pinetum pallasianae brachypodiosum rupestre, Lasero—Pinetum pallasianae laserosum trilobi, Lasero—Pinetum pallasianae caricosum humilis.

Союз Caricoso (humilis)—Pinion (kochianae) включает 4 ассоциации.

Ассоциация **Inulo—Pinetum kochinae (ass. nov.)** — центральная для союза характеризуется наиболее типичными его чертами. Типичными видами являются лугово-степные и бореальные элементы. Эта ассоциация представлена фацией Inulo—Pinetum kochianae caricosum humilis.

Ассоциация **Thymo—Pinetum kochianae (ass. nov.)** формируется на более каменистых экотопах при переходе на яйлу в условиях слабо развитых почв, где яйлинские виды оказываются достаточно толерантными к условиям, создаваемым древесным ярусом. В число характерных видов входят типичные виды луговых степей яйлы. Ассоциация включает фацию Thymo—Pinetum kochianae caricosum humilis.

Ассоциация **Brachypodio—Pinetum kochianae (ass. nov.)** является замещающей по отношению к асс. Brachypodio—Pinetum pallasianae и связывает последнюю с сообществами асс. Inulo—Pinetum kochianae. Сообщества формируются на маломощных бурых почвах. Диагностические виды практически не выражены, а отличительной ее чертой является отсутствие диагностических видов других ассоциаций союза, высокая степень постоянства и доминирования *Brachypodium rupestre* (50—70 % проективное покрытие) и низкая — *Carex humilis* (до 10 %). Ассоциация включает фацию Brachypodium—Pinetum kochianae brachypodiosum rupestre.

Ассоциация **Physospermo—Pinetum kochianae (ass. nov.)** является связующим звеном между сосновыми и лиственными лесами верхнего пояса. Сообщества ее формируются на богатых бурых почвах и отличаются густым вторым ярусом лиственных пород (*Fagus sylvatica*, *Carpinus betulus*, *Acer stevenii*). Диагностируется ассоциация на основе мезофильных неморальных видов *Physospermum cornubiense*, *Mercurialis perennis*, *Asperula odorata* и др.

## Динамика сообществ сосновых лесов

Все три вида сосны произрастают на бедных гумусом (до 3 %) бурых и коричнево-бурых глинисто-щебенчатых почвах, отличающихся щелочной (pH 6.5—7.6) реакцией (Кочкин, 1967). Их ценозы обладают флористической спецификой по сравнению с лиственными лесами и травянистыми типами сообществ, что отражает высокую меру устойчивости к проникновению чуждых видов или их стабильность, гомеостатичность.

В типичных чистых лесах сосна хорошо возобновляется, что прослеживается в густом ее подросте в «окнах», образованных после выпадения отдельных деревьев; при этом травянистые патиенты в силу их гелиофильной природы в отличие от патиентов лиственных лесов сохраняют свои позиции. Таким образом, в естественных условиях здесь протекают циклические сукцессии, период повторения которых составляет около 300 лет. Несмотря на большую гомеостатичность, способность к самосохранению коренных ценозов, они отличаются слабой восстановительной способностью после разрушения, в результате чего их площади сокращаются. Такие сообщества можно отнести к системам с неустойчивым равновесием, при котором они хотя и хорошо сохраняются, но нарушение этого состояния ведет к развитию сообществ другого типа. Это обусловлено изменением экологических факторов при таких антропогенных воздействиях, когда они ведут к смене экологических параметров. Так, улучшение эдафических условий (развитие и обогащение почвы) ведет к повышению конкурентной роли лиственных пород (*Quercus pubescens*, *Q. petraea*, *Carpinus betulus* и др.), которая проявляется не в вытеснении растений друг другом, а в том, что при наличии полога лиственных пород следующее поколение сосны возобновиться не может.

Основной причиной смены сосновых лесов лиственными, как и в Средиземноморье в целом (Naveh, 1975), являются пожары. Как показали наши исследования в Алупкинском лесничестве, после пожара при повышении зольности формируется первичная стадия из многочисленных «видов» *Rubus*, гибридизирующихся между собой. Уже на третий год они образуют густые заросли, сменяющиеся густым подростом кустарников и деревьев (*Cotinus coggygria*, *Carpinus orientalis*, *Acer campestre*, *Quercus pubescens* и др.), обладающих в отличие от сосны способностью к порослевому возобновлению. Последнее способствует тому, что их рубка ведет к формированию более густых зарослей и препятствует восстановлению сосны. При этом происходит обогащение почвы гумусом и ее смена на кислую реакцию (Ulrich, 1980), что изменяет тип почвообразовательного процесса в целом. Таким образом, постпирогенная сукцессия протекает по эндоэкзогенетическому типу и является необратимой. Искусственные посадки сосны после пожара не меняют ее характер, так как под сосной все-таки формируется второй густой ярус лиственных пород, под которым следующее поколение сосны не возобновится. Если учесть, что в настоящее время сосново-лиственные леса занимают около половины территории всех сосновых лесов, то при существующих масштабах смен площадь сосновых лесов через 100 лет может сократиться на 20—25 %. Учитывая их относительно небольшую площадь (15 тыс. га) и то, что они представлены практически в виде цельного массива, даже случайные пожары могут ускорить масштабы этих сукцессий, в связи с чем одной из главнейших проблем является охрана и восстановление сосновых лесов в Крыму.

Для лесов из *Pinus kochiana* наряду с циклическими сукцессиями характерны два основных ряда сукцессий, также связанных с изменением структуры почв.

Первый ряд аналогичен описанному ниже для лесов из *P. pallasiana* и характеризуется внедрением сильных виолентов *Fagus sylvatica* subsp. *moesiaca*, *Carpinus betulus*, *Acer stevenii*, что ведет к обогащению почв гумусом (до 7—13 %) и увеличению ее кислотности (до pH=5). Возрастание затененности является причиной выпадения патиентов, свойственных сосновым лесам, а через 100—150 лет произойдет и элиминация сосны.

Второй сукцессионный ряд обусловлен имевшим место ранее чрезмерным влиянием выпаса на яйле, воздействие которого привело, с одной стороны, к разрастанию злаков и осок дерновинного типа и процессам задернения почвы, а с другой — к уничтожению наименее устойчивого компонента — подроста сосны, что тем самым определило переход сукцессии в лугово-степную или луговую стадию. Именно такой ход сукцессии объясняет характер растительности яйлы с господством как степных (*Carex humilis*, *Festuca rupicola*), так и луговых (*F. pratensis* Huds., *Dactylis glomerata*, *Briza elatior* Sibth. et Smith и др.) видов, которые в прошлом, по мнению многих исследователей (Буш, 1907; Талиев, 1909; Вульф, 1948; Чернова, 1951), были покрыты лесами паркового типа, сохранившимися в настоящее время на прияйлинских склонах и имеющими возраст 200—250 лет.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Бобров Е. Г. Pinus sylvestris* s. l. на Кавказе, история и систематика // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 10. С. 1421—1433. — *Буш Н. А*. О безлесии Крымской Яйлы // Тр. ботан. сада Юрьев. ун-та. 1907. Т. 7, вып. 2. С. 72—74. — *Вальтер Г*. Растительность земного шара. М.: Прогресс, 1974. Т. 2. 423 с. — *Водопьянова Т. Д*. Фитоценотическая классификация сосновых лесов Крыма: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1955. 16 с. — *Вульф Е. В*. Крымская яйла и ее растительность // Тр. Никит. ботан. сада. 1948. Т. 25, вып. 1/2. С. 49—67. — *Дидух Я. П*. Анализ эколого-ценотической дифференциации растительного покрова Горного Крыма // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 8. С. 1168—1178. — *Дидух Я. П.*, *Вакаренко Л. П.*, *Шеляг-Сосонко Ю. Р*. Флористическая классификация хвойных лесов нижнего пояса растительности Горного Крыма // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 3. С. 281—291. — *Кочкин М. А*. Почвы, леса и климат Горного Крыма и пути их рационального использования. М.: Колос, 1967. 368 с. — *Криштофович А. Н*. Очерк растительности Ласпи и Байдарской долины (Крым) // Сб. студ. биол. кружка при Новорос. ун-те. Одесса: Типография Э. Шмидта, 1908. № 3. С. 1—115. — *Поплавская Г. И*. Материалы по изучению растительности Крымского государственного заповедника // Тр. по изуч. заповедников. М., 1925. № 2. С. 3—89. — *Поплавская Г. И*. Растительность Горного Крыма // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1948. Вып. 5. С. 7—88. — *Середин Р. М*. Северный Кавказ. Геоботаническое районирование // Раст. ресурсы. Ч. 1. Леса. Ростов н/Д: Изд-во Рост. ун-та, 1980. С. 18—40. — *Станюкович К. В*. Растительность гор СССР. Душанбе: Дониш, 1973. 416 с. — *Талиев В. И*. Растительность Крымской яйлы // Тр. о-ва испыт. природы при Харьк. ун-те. 1909. С. 109—212. — *Чернова Н. М*. Растительный покров западных яйл и их хозяйственное использование // Тр. Никит. ботан. сада. 1951. Т. 25, вып. 3. С. 11—188. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р.*, *Дидух Я. П*. Ялтинский горно-лесной государственный заповедник. Киев: Наук. думка, 1980. 183 с. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р.*, *Стойко С. М.*, *Дидух Я. П.* и др. Зеленая книга Украинской ССР. Киев: Наук. думка, 1987. 210 с. — *Fekete G*. Angaben zur Zönologie der moesischen Schwarzföhrenwälders // Acta bot. Acad. scient. hung. 1959. T. 5, f. 3—4. S. 324—347. — *Horvat I.*, *Glavač V.*, *Ellenberg H*. Vegetation Südosteuropas // Geobot. Selecta. Stuttgart: Verlag Gustav Fischer, 1974. Bd 4. 768 S. — *Jakucs P*. Die phytozönologischen Verhältnisse der Flaumeichen Südostmitteleuropas. Budapest, 1961. 314 S. — *Krause K*. Über die Vegetationverhältnisse des nordostlichen Kleinasiens // Bot. Jahrb. System., Pflanzengesch. Pflanzengeogr. 1933. Bd 65. S. 349—379. — *Markgraf F*. Waldstufen im West-Taurus-Gebiet // Festschr. Werner Ludi Veröffentl. Geobot. Inst. Rübel in Zürich. 1958. Bd 33. S. 154—164. — *Matuszkiewicz W*. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. Warszawa: Pań. Wyd. Nauk, 1981. 298 S. — *Naveh H*. The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region // Vegetation. 1975. T. 29, N 3. P. 199—208. — *Rikli M*. Das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer. Bern: Verlag Hans Huber, 1943—1948. Bd 1—3. 1418 S. — *Schichtl H. M*. Die Wälder der anatolischen Schwarzföhre (*Pinus nigra* Arn. var. *pallasiana* Asch. et Graebn.) in Kleinasien // Mitt. Ostalpin Dinarischen pflanzensoziol. Arbeitsgemein. 1967. N 7. S. 108—118. — *Schmid E*. Die Reliktföhrenwälder der Alpen // Beitr. Geobot. Landesaufnahme Schweiz. 1936. Hf 21. 190 S. — *Schwarz O*. Die Vegetationsverhältnisse Westanatoliens // Bot. Jahrb. System., Pflanzengesch. Pflanzengeogr. 1936. Bd 67, Hf 4. S. 363—436. — *Ulrich B*. Die Bedeutung von Rodung und Feuer für die Boden- und Vegetationsentwicklung in Mitteleuropa // Forstwiss. Zbl. 1980. Bd 99, N 5—6. S. 376—384. — *Wagenitz G*. Zur Kenntnis der Flora und Vegetation Anatoliens // Willdenowia. 1962. Bd 3, N 2. S. 221—228. — *Walter H*. Vegetationsgliederung Anatoliens // Flora. 1956. Bd 143, N 2. S. 295—326.

Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Получено 21 XII 1988.

## SUMMARY

The pine forests of Crimea are represented by the three formations — Pineta pityusae, P. pallasianae and P. kochianae, which replace each other with the altitudinal change. The communities of the first formation belong to the association Pinetum pityusae tauricum and are included to the order Jasmino—Juniperion excelsae of the class Quercetea pubescenti—petraea; while the communities of the two other formations belong to the union Brachypodio—Pinion (pallasianae) and Caricoso (humilis)—Pinion (kochianae) of the class Erico-Pinetea and they include seven associations. The areas of natural pine forests in Crimea has been reduced as the result of fires, felling, grazing and also of their weak ability to compete with hard woods. So they are successed by the hard wood trees and a number of measures to protect them are required.

# СООБЩЕНИЯ

УДК 582.264.14
© 1990

**А. М. Матвиенко**

## О РЕДКОМ ВИДЕ *PHYLLARIOCHLORIS PHACOIDES* (*VOLVOCALES, CHLOROPHYTA*)

A. M. MATVIENKO. ON THE RARE SPECIES *PHYLLARIOCHLORIS PHACOIDES* (VOLVOCALES, CHLOROPHYTA)

Излагаются дополнительные сведения о морфологических особенностях, размножении и экологии очень редкого представителя вольвоксовых, первоначально описанного А. А. Коршиковым (1925) как новый род и вид *Phyllomonas torta*. Он известен лишь из окр. Харькова, обитает в сильно загрязненной воде, характеризуется значительной изменчивостью тела в связи с вращательно-поступательным движением, очень тонкой оболочкой клетки и наличием двух продольно идущих килей. Бесполое размножение двужгутиковыми зооспорами, половой процесс — типичная гетерогамия.

В 1989 г. исполнилось 100 лет со дня рождения выдающегося альголога с мировым именем, патриота своей Родины, погибшего от рук немецко-фашистских захватчиков, — Александра Аркадьевича Коршикова. В память о нем, на правах его ученицы, я предлагаю вниманию альгологов сообщение, посвященное очень редкому, одному из наиболее интересных из описанных им новых видов, известному в настоящее время под названием *Phyllariochloris phacoides* (Korsch.) Pasch. et Jahoda.

Этот вид был описан А. А. Коршиковым под названием *Phyllomonas torta* Korsch. Живой материал был собран автором в одной из луж на улицах Харькова, которая вскоре высохла, а интересующий его объект в комнатной культуре исчез в течение первых же двух дней, что лишило его возможности проследить цикл развития водоросли. Автор вынужден был ограничиться лишь описанием вегетативного состояния этого организма и по памяти воспроизвести рисунки двух клеток (Коршиков, 1925; рис. 40—41).

Осенью 1925 г. в несколько иных экологических условиях (бочонок с сильно загрязненной водой, врытый в землю около ж.-д. моста в окр. Харькова) Коршикову посчастливилось собрать живой материал, детальное изучение которого дало возможность описать еще один новый вид, относящийся к ранее установленному им роду *Phyllomonas*—*Ph. striata* Korsch. (Коршиков, 1926).

В дальнейшем эти два вида претерпели ряд номенклатурных изменений. Не вдаваясь в детали, укажем лишь на то, что в известной немецкой сводке по вольвоксовым первый из них — *Phyllomonas torta* — стал именоваться *Phyllomonas phacoides* Korsch. (Pascher, 1927, Fig. 302a, b), в украинском определителе вольвоксовых — *Phyllariomonas phacoides* (Korsch.) Pasch. (Коршіков, 1938, рис. 106 а, в), а в новейшей сводке по этой группе водорослей — *Phyllariochloris phacoides* (Korsch.) Pasch. et Jahoda (Ettl, 1983, Fig. 760).

Во всех названных сводках для этих двух видов указывается только г. Харьков и его окрестности, что свидетельствует об их большой редкости. Отсутствие других указаний об их местонахождениях, возможно, связано с усло-

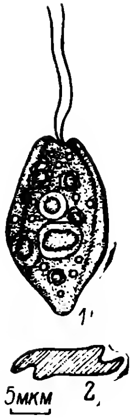


Рис. 1. *Phyllariochloris phacoides.*

1 — вегетативная клетка с хорошо выраженными килями, 2 — контуры клетки в поперечном сечении.

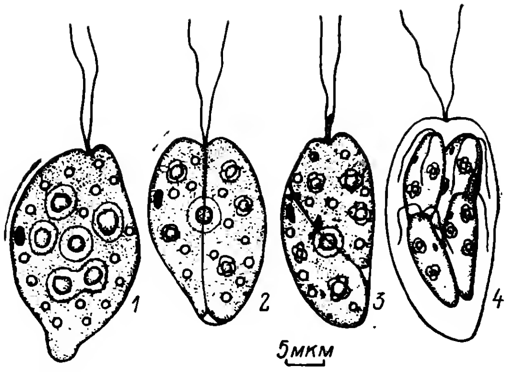


Рис. 2. Бесполое размножение *Phyllariochloris phacoides.*

1 — клетка перед делением протопласта, 2 — продольное деление, 3 — косое деление, 4 — образование четырех зооспор.

виями их обитания и необходимостью изучения на свежесобранном материале, с применением разнообразных методов исследования и прежде всего метода висячих капель.

Как указывалось выше, первый вид, по которому Коршиков установил новый род, оказался менее полно изученным по сравнению с его вторым видом. Это обстоятельство явилось одной из причин, побудившей нас обнародовать имеющиеся в нашем распоряжении материалы, в значительной степени дополняющие сведения о *Phyllariochloris phacoides* (*Phyllomonas torta*).

В массовом количестве материал по этому виду был обнаружен нами в свежих пробах, собранных в сентябре 1972 г. на подсыхающих картах полей фильтрации Главной канализационной станции биологической очистки г. Харькова. Это были сгущенные стоки грязно-зеленой окраски с неприятным гнилостным запахом. О высокой степени загрязнения этих стоков свидетельствуют результаты химического анализа, проводившегося в дни отбора проб: высокие показатели окисляемости (до 750 мг $O_2$/л), растворенного кислорода (до 49 мг/л), $SO_4''$ (до 1892 мг/л), $NH_4^{\cdot}$ (до 166 мг/л) и других ингредиентов. Живой материал по данному виду мы имели и в последующих пробах с карт полей фильтрации, отбиравшихся в октябре и ноябре того же года.

Уже первый просмотр проб под микроскопом показал, что мы имеем дело с почти альгологически чистой культурой данного вида. В капле жидкости наблюдалось множество клеток *Ph. phacoides*, окруженных скоплениями бактерий, образующих, по выражению Коршикова (1926 : 146), «бактериальные туманности». Лишь изредка среди частичек детрита в поле зрения можно было увидеть представителя простейших или эвгленовых. Для продления сроков изучения живого материала пробы с очистных сооружений разбавляли в разной пропорции стоками мясокомбината. Исследования в основном вели с использованием висячих капель и заклеенных препаратов. При необходимости применяли подсушивание препаратов. Рисунки изготовляли при помощи рисовального аппарата.

Массовое развитие данного организма, его длительное существование в культуре, а также использование нами ряда приемов исследования, в свое время разработанных Коршиковым, позволили детально изучить его морфологические особенности и способы размножения, к описанию которых мы и переходим.

Строение клеток *Ph. phacoides* необычно для представителей хламидомонадовых и по первому впечатлению, как это отмечает и Коршиков (1925 : 174), поразительно напоминает клетки факуса (*Phacus*) как по своей форме, так и по медленным движениям, сопровождающимся плавным вращением вокруг продольной оси. Клетки имеют вид тонкой листовой пластинки, нередко с тупым хвостовидным более или менее выраженным выростом, яйцевидные или округлые, с двумя продольными килями на широкой стороне, с узкой стороны клиновидные (рис. 1, *1*). В поперечном оптическом сечении в общем прямоугольные, с двумя выростами, по одному на каждой стороне (рис. 1, *2*). Длина вегетативных клеток чаще всего от 20 до 53 мкм, ширина от 12 до 32 мкм. Перед образованием цист, зооспор и гамет длина клеток может увеличиваться до 75 мкм и более (рис. 2 и 3).

Оболочка вегетативных клеток очень тонкая, особенно в нижней хвостовой слегка метаболирующей части. Спереди в месте выхода жгутиков клетка обычно имеет асимметричное углубление. При поступательно-вращательном движении боковые края клетки подгибаются по ходу спирали в противоположные стороны, образуя продольные или полукругом идущие два киля, особенно хорошо выраженные у старых клеток (рис. 1, *1*).

Жгутиков два, равных, у молодых особей сравнительно тонких, превышают или равны длине клеток; у старых сильно разросшихся клеток жгутики почти в два раза короче их длины, утолщенные, движение их плавное, долго сохраняются на переднем конце зооспорангиев, микро- и макрогаметангиев (рис. 2, 3).

Хроматофор бледно-зеленый, в виде тонкой и мелкосетчатой нежной пластинки. В утолщениях хроматофора, главным образом вокруг центральной части и по сгибам краев клетки, расположены обрамленные пиреноиды. Число их колеблется от 2—3 до 9 (в зависимости от возраста и размеров клетки). Пиреноиды округлые, 3—5 мкм в диам., или прямоугольные, нередко разных размеров и разного обрамления (сплошной и фрагментированной обкладкой), что связано с их делением в пределах хроматофора. Центральная часть пиреноида (строма) удлиняется, крахмальные обкладки растягиваются, остаются сплошными или фрагментируются (рис. 2, *1*).

Стигма сравнительно крупная, удлиненно-эллипсоидная, располагается обычно сбоку, в средней части клетки (рис. 1, *1*). При бесполом размножении она достается одной из зооспор, при половом — одной из гамет (рис. 3, *1*). После слияния гамет в планозиготе продолжительное время видны обе стигмы (рис. 3, *8*).

Ядро сравнительно крупное, 6—7 мкм в диам., с хорошо заметным ядрышком, расположено обычно в центральной части протопласта. С возрастом клетки и подготовкой ее к размножению оно может менять месторасположение.

Интереснейшей особенностью данного вида является наличие большого числа (до 25) сравнительно крупных, хорошо заметных в прорезях хлоропласта, пульсирующих вакуолей. Разбросаны они по всей поверхности протопласта, характеризуются медленной пульсацией и постоянством расположения в пределах протопласта (рис. 1, *1* и 2, *1*).

Таковы вкратце наши дополнения к характеристике морфологических особенностей клетки *Ph. phacoides*, первоначально приведенной Коршиковым при установлении рода *Phyllomonas* (1925). Приводимые ниже сведения о размножении этого интереснейшего представителя семейства хламидомонадовых являются полностью новыми, так как цикл развития этого вида Коршикову в свое время проследить не удалось.

Бесполое размножение наблюдалось часто, особенно в сентябрьских пробах. Осуществляется оно образованием равножгутиковых зооспор, возникающих по 2—4 и очень редко по 8 в клетке путем продольного (рис. 2, *2*) или косого (рис. 2, *3*) деления протопласта. Перед их образованием материнская клетка увеличивается в размерах, изменяя при этом свою обычную форму и

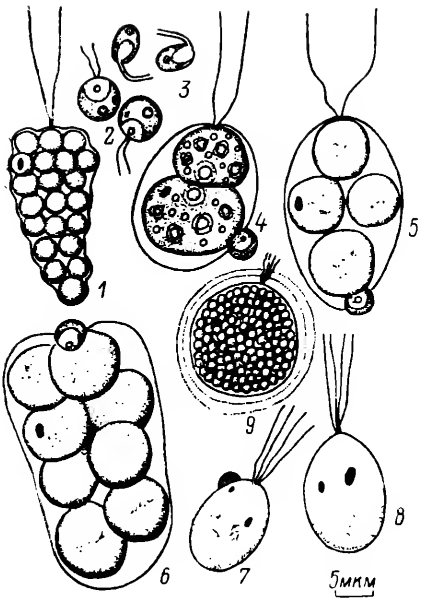


Рис. 3. Половое размножение *Phyllariochloris phacoides*.

*1* — образование микрогамет, *2* — микрогаметы в подвижном состоянии, *3* — микрогаметы в подсушенном препарате, *4—6* — образование 2, 4 или 8 макрогамет (на поверхности макрогаметангиев видна микрогамета), *7* — молодая планозигота с остатками оболочки микрогаметы, *8* — планозигота с 2 стигмами, *9* — гипнозигота с многослойной оболочкой и остатками укороченных жгутиков.

сохраняя продолжительное время жгутики. Увеличиваясь в размерах, зооспоры выходят из ослизненной оболочки зооспорангия. Вначале они удлиненно-обратноконусовидные, с 3—5 пиреноидами, спереди, у основания жгутиков, с едва заметным углублением. Увеличиваясь в размерах, они вскоре приобретают форму пластинки, обычную для молодых вегетативных клеток, при этом движение их замедляется по сравнению с интенсивным движением только что освободившихся из оболочки материнской клетки зооспор (рис. 2, *4*).

Половое размножение *Ph. phacoides* наблюдалось в основном в материале более поздних сборов (октябрь—ноябрь). Представлено оно типичной гетерогамией, в ходе которой некоторые крупные клетки, не сбрасывая жгутиков, превращаются в гаметангии (рис. 3). Женские гаметангии (макрогаметангии) обычно становятся шаровидными, коротко-цилиндрическими, реже обратнояйцевидными. Путем синхронного поперечного или взаимно перпендикулярного деления они дают по 2—4, реже 8 макрогамет (рис. 3, *4—6*). Последние крупные, шаровидные, до 20 мкм в диам., причем в одном и том же гаметангии могут быть разных размеров, с разным числом пиреноидов. Занимающая апикальное положение, т. е. связанная со жгутиками, макрогамета обычно не крупнее других, ей не всегда достается и материнская стигма, возникает своя собственная. Вырабатывая жгутики и метаболируя, макрогаметы (кроме апикальной) могут изменять положение внутри разросшейся оболочки гаметангия и даже воспринимать микрогаметы до своего выхода из материнской оболочки (рис. 3, *4—6*).

Мужские гаметы возникают в микрогаметангиях — сильно разросшихся клетках, но более или менее сохраняющих форму материнской. Образуется их много, обычно по 32—64 в микрогаметангии (рис. 3, *1*). Они шаровидной формы, до 8 мкм в диам., с двумя равными жгутиками, покрыты оболочкой (рис. 3, *3*), с крохотным слабо окрашенным хроматофором, с едва заметным пиреноидом и стигмой. У основания жгутиков, равных по длине диаметру клетки, находится слабо выраженное ядро в виде светлого пятнышка (рис. 3, *2*). Освобождаясь и быстро плавая, микрогаметы устремляются к макрогаметангиям. Здесь они параллельно сложенными жгутиками прикладываются к оболочке и переливают свое содержимое в макрогамету, оставляя снаружи собственную оболочку в виде полого шарика (рис. 3, *4—6*).

Оплодотворенная макрогамета — планозигота шаровидной формы, до 20 мкм в диам., вначале покрыта тончайшей оболочкой, зеленого цвета, с 4 жгутиками равной длины и 2 стигмами (рис. 3, *7—8*). Энергично плавая, она быстро увеличивается в размерах и становится очень похожей на представителя рода *Carteria* Dies. (рис. 3, *8*). Постепенно движения жгутиков замедляются, оболочка утолщается, становится двухслойной, а содержимое буреет. Укорачиваясь, жгутики некоторое время остаются видны на поверхности теперь уже гипнозиготы. Позже оболочка еще больше утолщается и становится многослойной, содержимое заполняется гематохромом и зернами крахмала (рис. 3, *9*). К сожалению, дальнейшая судьба гипнозиготы нами не прослежена. Вероятно, только после периода покоя следующей осенью в соответствующих условиях она даст новое поколение.

В цикле развития *Ph. phacoides* нами были обнаружены и цисты, возникающие из крупных вегетативных клеток путем сбрасывания жгутиков и накопления продуктов фотосинтеза, а также выработки многослойной оболочки (см. таблицу, *1*, *2*, *4*).

Проведенные исследования в значительной степени дополняют первоначальное авторское описание этого вида и позволяют уточнить видовые различия между ним и другим более полно описанным Коршиковым (1926) видом — *Ph. striata*. Помимо формы клеток *Ph. phacoides* отличается от *Ph. striata* более крупными размерами, наличием двух продольных килей, сетчатым (а не ребристым) хроматофором, меньшим числом пиреноидов, наличием более четко выраженной оболочки у микрогамет, сохраняющейся длительное время на поверхности планозигот после оплодотворения макрогаметы, и некоторыми другими признаками.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Коршиков А. А.* Материалы к морфологии и систематике группы *Volvocales.* 1 // Рус. Архив Протистол. 1925. Т. 4, вып. 3—4. С. 174—175. — *Коршиков А. А.* Альгологические заметки. 2 // Рус. Архив Протистол. 1926. Т. 5. вып. 1—2. С. 145—156. — *Коршiков О. А. Volvocineae* // Визн. прiсновод. водор. УРСР. 1938. Вип. 4. 184 с. — *Ettl H. Chlorophyta.* 1. *Phytomonadina* // Süsswasserfl. von Mitteleuropa. 1983. Bd 9. 807 S. — *Pascher A. Volvocales — Phytomonadinae* // Süsswasserfl. Deutsch., Österr. und Schweiz. 1927. Hf 4. 506 S.

Харьковский государственный
университет.

Получено 19 XII 1988.

---

УДК 582.26/.27 : 581.526.44 (268.45)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 3

**И. Б. Ефимова**

# ЗИМНИЙ КОМПЛЕКС ВОДОРОСЛЕЙ-ЭПИФИТОВ НА ЛИТОРАЛИ МУРМАНА (БАРЕНЦЕВО МОРЕ)

## I. B. EFIMOVA. WINTER COMPLEX OF ALGAL EPIPHYTES ON THE MURMAN LITTORAL (THE BARENTS SEA)

Определен зимний комплекс водорослей-эпифитов на литорали Мурмана. Он характеризуется бедным видовым составом и представлен проростками макрофитов и микроскопическими видами водорослей. Обсуждается распределение *Pseudopringsheimia fucicola* в онтогенезе *Fucus vesiculosus* и *Fucus distichus*. Наибольшее развитие *P. fucicola* отмечено на 2—4-летних ветвях *Fucus*.

Настоящая работа предпринята с целью изучения видового состава и особенностей распределения эпифитов в сообществах фукусовых на литорали Мурмана в зимнее время.

Исследование проводили в феврале 1987 г. в губе Дальнезеленецкой на литорали 3 биономических типов. Первый тип представлен открытой прибою глыбово-скалистой литоралью (бухта Аварийная), второй — полузащищенной литоралью, сложенной каменисто-валунной россыпью (мыс Пробный), тре-

ТАБЛИЦА 1

Состав и распределение эпифитов на литорали губы Дальнезеленецкая, февраль 1987 г.

| № п п | Вид | Характер взаимодействия с базифитом | Возрастное состояние | Распределение по биономическим типам литорали и горизонтам | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | I | | | II | | | III | | |
| | | | | в | с | н | в | с | н | в | с | н |
| 1 | *Acrosiphonia flagellata* Kjellm. | х | ю | — | + | + | — | + | + | — | + | + |
| 2 | *Characium marinum* Kjellm. | х | вр | — | — | — | — | — | + | — | — | — |
| 3 | *Chlorochytrium dermatocolax* Reinke | э | сп | — | — | — | — | — | — | — | — | + |
| 4 | *Ch. inclusum* Kjellm. | э | сп | — | + | + | + | + | + | + | + | + |
| 5 | *Entocladia viridis* Reinke | э | вр | — | + | + | — | + | + | + | + | — |
| 6 | *Kornmannia leptoderma* (Kjellm.) Bliding | х | ю | + | — | — | — | — | + | — | — | + |
| 7 | *Monostroma grevillei* (Thur.) Wittr. | х | ю | — | + | + | — | — | + | — | — | — |
| 8 | *Pseudopringsheimia fucicola* (Rosenv.) Wille | э | вр | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| 9 | *Syncoryne reinkei* Nielsen et Pedersen | х | сп | + | + | — | — | + | + | + | — | + |
| 10 | *Ulothrix* sp. | х | ю | — | — | — | — | + | — | — | — | — |
| 11 | *Ulvaria obscura* (Kütz.) Gayral | х | сп | — | — | — | — | — | + | — | — | + |
| 12 | *Elachista fucicola* (Vell.) Aresch. | х | сп | — | — | — | — | — | + | — | — | + |
| 13 | *Fucus* sp. | х | ю | — | — | + | — | + | + | — | + | + |
| 14 | *Mikrosyphar polysiphoniae* Kuck. | э | вр | — | + | — | — | — | — | — | — | — |
| 15 | *Pilayella littoralis* (L.) Kjellm. | х | вр | + | — | — | — | + | + | — | — | + |
| 16 | *Sphacelaria arctica* Harv. | х | вр | — | — | — | — | — | — | — | — | + |
| 17 | *Acrochaetium jonssonii* (Jonsson) Papenf. | х | вр | — | — | + | — | — | — | — | — | — |
| 18 | *Antithamnion floccosum* (O. F. Müll.) Kleen | х | вр | — | — | + | — | — | — | — | — | — |
| 19 | *Ceramium circinatum* (Kütz.) J. Ag. | а | вр | — | — | — | — | — | — | — | — | + |
| 20 | *Halosacciocolax kjellmanii* Lund | э | сп | — | — | — | — | — | + | — | — | — |
| 21 | *Halosaccion ramentaceum* (L.) J. Ag. | х | ю | — | — | + | — | + | + | — | — | — |
| 22 | *Odonthalia dentata* (L.) Lyngb. | х | вр | — | + | — | — | — | — | — | — | — |
| 23 | *Palmaria palmata* (L.) Grev. | х | вр | + | + | + | + | + | + | — | — | — |
| 24 | *Polysiphonia lanosa* (L.) Tandy | а | вр | — | — | — | — | + | — | — | — | — |
| 25 | *P. urceolata* (Lightf.) Grev. | х | р | — | + | — | — | — | — | — | — | — |
| 26 | *Porphyra umbilicalis* (L.) J. Ag. | х | ю | + | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 27 | *Rhodochorton spetsbergense* (Kjellm.) Kjellm. | х | ю | — | + | + | — | — | + | — | — | — |
| 28 | *Rhodomela lycopodioides* (L.) C. Ag. | х | вр | — | + | — | — | — | — | — | — | — |
| | Итого | | | 6 | 12 | 11 | 3 | 11 | 16 | 4 | 5 | 12 |

Примечание. ю — ювенильные растения, вр — виргинильные растения, сп — спороносящие (генеративные) растения, р — ризоиды сенильных растений; х — холоэпифит, а — амфиэпифит, э — эндофит. Горизонты литорали: в — верхний, с — средний, н — нижний.

тий — защищенной от прибоя каменисто-песчаной пологой литоралью (Дальний пляж).

Для выявления видового состава эпифитов изучали все виды макрофитов. Особенности распределения эпифитов в онтогенезе базифита изучали на двух видах: *Fucus vesiculosus* L. и *F. distichus* L. С этой целью были заложены пробные площадки 0.25×0.25 м в верхнем, среднем и нижнем горизонтах литорали каждого из 3 биономических типов. Возраст фукусов определяли по числу ветвлений (Максимова, 1980). Степень развития микроскопических эпифитов оценивали по проценту покрытия ими поверхности базифита в поле зрения микроскопа площадью 0.3 мм$^2$. В каждой возрастной группе отбирали от 1 до 9 растений, и на ветвях каждого возраста просматривали от 9 до 90 полей зрения. При этом просматривали только ветви, слагающие основную ось слоевища *Fucus*, с наибольшим числом ветвлений. Данные, полученные на ветвях одного возраста, усредняли. Для каждого растения средний процент покрытия слоевища считали исходя из среднего процента покрытия эпифитом разновозрастных ветвей фукусов и доли ветвей каждого возраста от всех ветвей слоевища.

Зимний комплекс эпифитов литоральных водорослей в губе Дальнезеленецкой представлен 28 видами водорослей (11 — *Chlorophyta*, 5 — *Phaeophyta* и 12 — *Rhodophyta*) (табл. 1).

Особенностью зимнего комплекса эпифитов является отсутствие макроскопических форм с развитым слоевищем. Как исключение в среднем и нижнем горизонтах литорали второго бономического типа были отмечены единичные макроскопические экземпляры *Ulvaria obscura*, *Elachista fucicola*, *Palmaria palmata* и *Polysiphonia lanosa*, растущие на *Halosaccion ramentaceum*, *Fucus distichus*, *F. serratus* и *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. Подавляющее большинство комплекса эпифитов составляли проростки макрофитов и виды микроскопических водорослей, среди которых преобладали факультативные эпифиты, т. е. виды, в равной мере поселяющиеся как на водорослях, так и на грунте (17 видов); 11 видов являются облигатными эпифитами. Следует отметить, что проростки 5 видов бурых и 3 видов зеленых водорослей в настоящее время определить не удалось.

По характеру пространственного взаимодействия с базифитом среди эпифитов выделяются эктофиты и эндофиты. Эктофиты в свою очередь включают в себя холоэпифиты, все слоевище которых находится на поверхности базифита, и амфиэпифиты, базальные части которых проникают в ткани хозяев. Среди факультативных эпифитов 16 видов, т. е. подавляющее большинство, относятся к холоэпифитам и 1 вид является амфиэпифитом. Среди облигатных эпифитов 3 вида — холоэпифиты, 2 — амфиэпифиты и 6 — эндофиты. Подавляющее большинство эпифитов — широко распространенные в районе исследования виды, встречающиеся на нескольких видах макрофитов. Три вида приурочены к определенному хозяину. *Chlorochytrium dermatocolax* встречен только на *Sphacelaria arctica*, *Halosacciocolax kjellmanii* — на *Halosaccion ramentaceum*, *Polysiphonia lanosa* — на *Ascophyllum nodosum*.

Растительность литорали первого бономического типа (бухта Аварийная) представлена несколькими фитоценозами с четко выраженной вертикальной стратификацией. Верхняя часть верхнего горизонта литорали занята фитоценозом Porphyra umbilicalis+Acrosiphonia flagellata, средняя и нижняя части — Fucus vesiculosus+Ascophyllum nodosum, средний горизонт — фитоценозом Fucus distichus+Ascophyllum nodosum, верхняя часть нижнего горизонта — Fucus distichus—Palmaria palmata+Halosaccion ramentaceum+Rhodomela lycopodioides. Всего в бухте Аварийной отмечено 19 видов эпифитов. Их видовое разнообразие возрастает от верхнего к нижнему горизонту литорали (табл. 1). Это можно объяснить общим увеличением видового разнообразия макрофитов, служащих субстратом для эпифитов. Из всех видов макрофитов, найденных в перечисленных фитоценозах, совершенно свободен от эпифитов только *Ascophyllum nodosum*. Наиболее заметную роль в обрастании видов *Fucus* в это время играют эндофиты, а среди них *Pseudopringsheimia fucicola*.

Ценопопуляция *Fucus vesiculosus* на 85 % состоит из растений первого года жизни, составляющих почти 40 % биомассы вида; 15 % растений, составляющие 60 % биомассы, представлены 1—5-летними экземплярами.

Заселение *F. vesiculosus* эндофитом начинается с первого года жизни и наблюдается уже на растениях 6—8 месяцев. *Pseudopringsheimia fucicola* поселя-

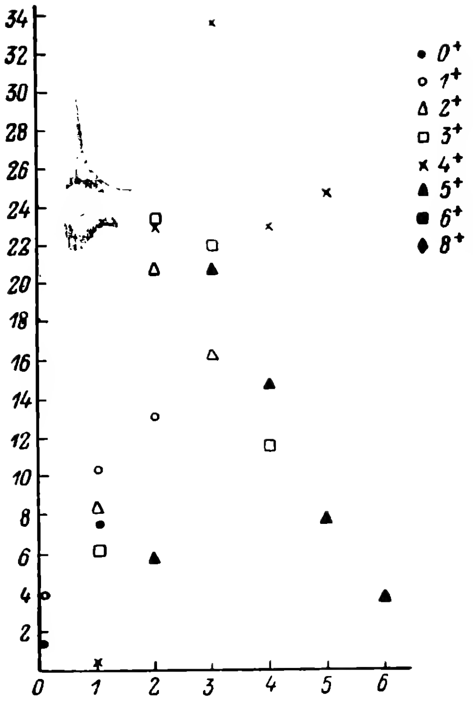


Рис. 1. Распределение *Pseudopringsheimia fucicola* по ветвям *Fucus vesiculosus* (бухта Аварийная, верхний горизонт литорали).

Здесь и на рис. 2—5: по оси абсцисс — возраст ветвей растения-базифита, лет; по оси ординат — покрытие *P. fucicola*, %; условными знаками показан возраст растений.

ется на средних и особенно на нижних частях слоевищ сеголеток. Развитие эндофита на сеголетках в это время года незначительное. У 1—3-летних растений *F. vesiculosus* максимум покрытия *P. fucicola* отмечен на ветвях 2-го года, тогда как у 4—5-летних наиболее обросшими оказываются ветви 3-го года жизни. В целом самыми обросшими были растения в возрасте 4⁺ лет (табл. 2, рис. 1).

В ценопопуляции *F. distichus* среднего и нижнего горизонтов литорали встречены растения в возрасте 0⁺—4⁺ года. По числу экземпляров преобладают сеголетки. В среднем горизонте литорали они составляют 78 % от общего количества растений, образуя при этом 41 % биомассы. В нижнем горизонте 72 % сеголеток составляют 32 % биомассы. Наибольшая биомасса наблюдается у однолетних растений. В среднем горизонте 20 % однолетних растений составляют 49 % биомассы. В нижнем горизонте на долю 21 % однолетних растений приходится 44 % биомассы.

*F. distichus* заселяется *P. fucicola* на первом году жизни. Незначительное развитие *P. fucicola* отмечено уже на сеголетках 8—9 месяцев, где она поселяется в основном на нижних участках их слоевищ. У 2—3-летних экземпляров *F. distichus* эндофит достигает максимального развития на ветвях 2—3-го года

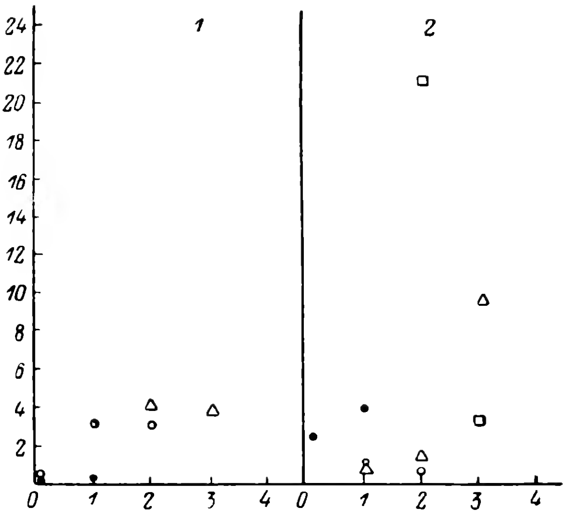
ТАБЛИЦА 2

Покрытие разновозрастных слоевищ видов *Fucus* эндофитом, %

| Возраст слоевищ, лет | Покрытие слоевищ, % | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | бухта Аварийная | | | мыс Пробный | Дальний пляж | |
| | *F. vesiculosus* | *F. distichus* | | *F. vesiculosus* | | |
| | в | с | н | в | в | с |
| 0⁺ | 3.0 | 0.1 | 2.1 | 0.5 | 5.3 | 0 |
| 1⁺ | 11.3 | 3.2 | 0.7 | 1.0 | 7.0 | 0.4 |
| 2⁺ | 15.4 | 2.8 | 3.9 | 1.0 | 7.3 | 0.2 |
| 3⁺ | 15.9 | — | 6.1 | 2.0 | 5.1 | 2.6 |
| 4⁺ | 21.2 | — | — | 2.5 | 7.9 | 1.3 |
| 5⁺ | 9.0 | — | — | 1.4 | 3.9 | 0 |
| 6⁺ | — | — | — | 4.2 | — | 1.4 |
| 8⁺ | — | — | — | 4.9 | 2.8 | — |

**Примечание.** в — верхний горизонт литорали, с — средний, н — нижний.

Рис. 2. Распределение *Pseudopringsheimia fucicola* по ветвям *Fucus distichus* (бухта Аварийная, средний (1) и нижний (2) горизонты литорали).



(рис. 2). Наибольший показатель среднего процента покрытия талломов *F. distichus* отмечен на 2—3-летних растениях. В бухте Аварийной средний процент покрытия растений *F. distichus* эндофитом *P. fucicola* много ниже, чем растений *F. vesiculosus* (табл. 2).

На мысу Пробном (второй биономический тип) верхний горизонт литорали занят фитоценозом Fucus vesiculosus+Ascophyllum nodosum, средний горизонт — Fucus distichus—Halosaccion ramentaceum+Palmaria palmata, нижний — Fucus serratus+Fucus distichus—Halosaccion ramentaceum+Palmaria palmata. В этих фитоценозах встречено 18 видов водорослей эпифитов. В верхнем горизонте литорали — 3 вида, в среднем — 11 и в нижнем — 16 видов (табл. 1). *P. fucicola* достигает значительного развития только на *F. vesiculosus*, на *F. serratus* покрытие в среднем не превышает 1 %, на *F. distichus* эндофит отсутствует.

Ценопопуляция *F. vesiculosus* верхнего горизонта литорали на 82 % состоит из сеголеток, составляющих 34 % биомассы всех экземпляров. Максимальный возраст растений фукуса (8 лет) здесь выше, чем в бухте Аварийной. На сеголетках покрытие *P. fucicola* незначительно, оно достигает наибольшего значения в нижних участках их талломов, у 2-летних растений — на ветвях второго года жизни. Максимум покрытия 3—4-летних растений *F. vesiculosus* отмечен на ветвях 3—4-го года (рис. 3). В целом же наибольший показатель среднего процента покрытия *F. vesiculosus* эндофитом *P. fucicola* наблюдается на растениях 6 и 8 лет, достигая максимума (4.9 %) на 8-летних экземплярах (табл. 2). Численность и биомасса таких экземпляров *F. vesiculosus* в популяции малы.

В то же время на литорали первого биономического типа численность и биомасса экземпляров *F. vesiculosus*, наиболее обросших *P. fucicola*, выше в несколько раз и покрытие эндофитом их слоевищ выше в 5 раз. Таким образом, на литорали второго типа роль эндофитов в зимнее время менее значительна, чем на литорали первого типа.

На 3 видах *Fucus*, занимающих средний и нижний горизонты литорали мыса Пробного, встречено большое количество проростков *Palmaria*. Их распределение по слоевищу базифита не связано с возрастом ветвей. Приуроченность проростков *Palmaria* к нижним многолетним частям слоевищ фукусов можно объяснить их грубой структурой, а также наибольшей вероятностью попадания спор пальмарии на нижние участки талломов фукусов.

На пологой литорали третьего биономического типа (Дальний пляж) вертикальная стратификация становится менее выраженной. В верхнем горизонте литорали размещается фитоценоз Fucus vesiculosus+Ascophyllum nodosum, в среднем — Fucus distichus+Fucus vesiculosus, в нижнем — Fucus distichus+Fucus serratus—Halosaccion ramentaceum+Palmaria palmata. В них насчитывается 13 видов эпифитов. В верхнем горизонте встречаются 4 вида, в среднем — 5 и нижнем — 12 (табл. 1). Из всех видов только *P. fucicola* на слоевищах *F. vesiculosus* достигает значительного развития. На растениях *F. distichus*

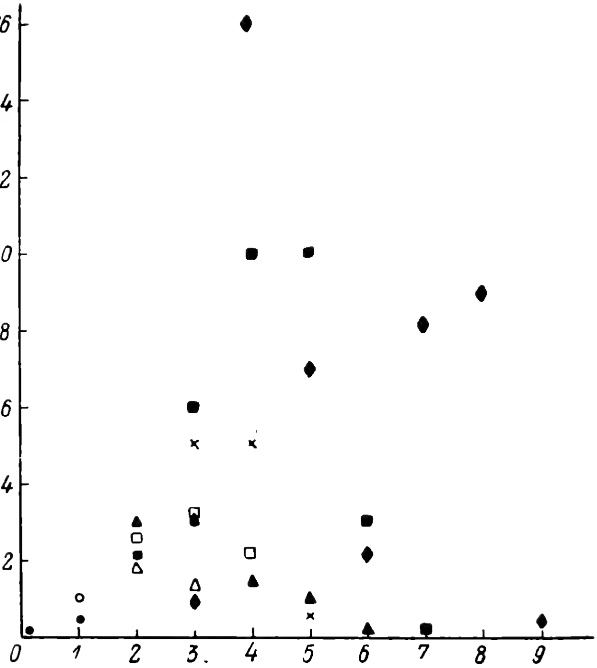


Рис. 3. Распределение *Pseudopringsheimia fucicola* по ветвям *Fucus vesiculosus* (мыс Пробный, верхний горизонт литорали).

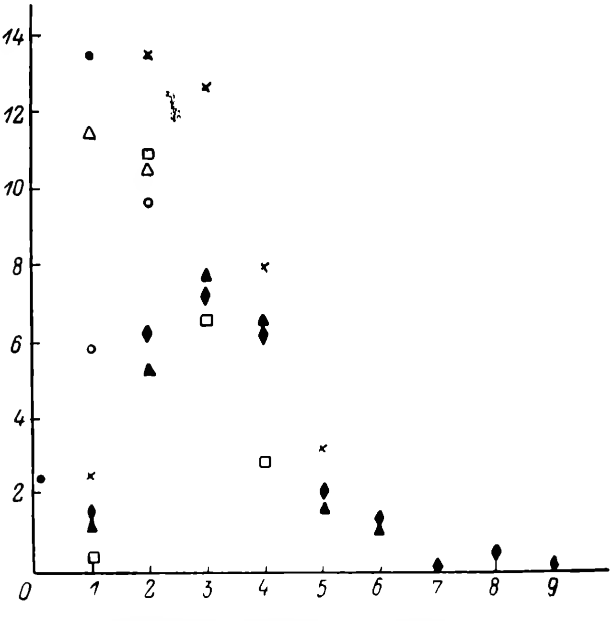


Рис. 4. Распределение *Pseudopringsheimia fucicola* по ветвям *Fucus vesiculosus* (Дальний пляж, верхний горизонт литорали).

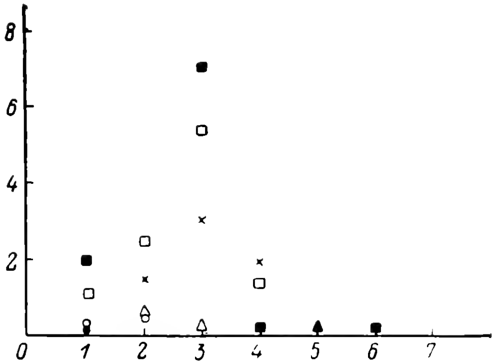


Рис. 5. Распределение *Pseudopringsheimia fucicola* по ветвям *Fucus vesiculosus* (Дальний пляж, средний горизонт литорали).

и *F. serratus* отмечены единичные экземпляры *P. fucicola*. Слоевища *A. nodosum* полностью лишены эпифитов.

Ценопопуляция *F. vesiculosus* в верхнем горизонте литорали представлена растениями в возрасте от $0^+$ до $8^+$ лет. Наибольшей численности достигают сеголетки, составляющие 56 % от общего числа растений. При этом они образуют лишь 4.5 % биомассы. Наибольшую биомассу (33 % от общей биомассы) образуют 2-летние растения, составляющие 16 % от всех растений.

На сеголетках наибольшее покрытие отмечено на нижних участках их слоевищ, а на растениях 2—8 лет — на ветвях 2—3-летнего возраста (рис. 4). В целом же наиболее подвержены заселению *P. fucicola* 4-летние растения *F. vesiculosus*, покрытие слоевищ которых равно 7.9 % (табл. 2).

В ценопопуляции *F. vesiculosus* из среднего горизонта литорали третьего биономического типа встречены растения в возрасте $0^+$—$6^+$ лет. По числу преобладают сеголетки (64 %). Они составляют 7 % биомассы, тогда как 4 % 5-летних растений образуют 25 % биомассы.

В целом сеголетки почти свободны от *P. fucicola*. Наибольшее покрытие *P. fucicola* сеголеток наблюдается в нижних частях их слоевищ, а у 2—6-летних растений — на ветвях 2—3-летнего возраста (рис. 5). Максимальное среднее обрастание слоевищ (2.6 %) отмечено у растений 3 лет (табл. 2).

Таким образом, в зимнее время комплекс эпифитов представлен в основном проростками макрофитов и видами микроскопических водорослей. Комплекс представлен облигатными и факультативными эпифитами. По характеру пространственного взаимодействия с базифитом среди эпифитов выделяются эктофиты и эндофиты. Эктофиты в свою очередь включают в себя холоэпифиты и амфиэпифиты в зависимости от их морфологического взаимодействия с базифитом. Видовое разнообразие комплекса возрастает от верхнего к нижнему горизонту литорали, что отмечено на всех 3 типах литорали. Большее видовое разнообразие наблюдается также и на литорали первого биономического типа (бухта Аварийная) по сравнению с литоралью второго и третьего биономических типов (мыс Пробный, Дальний пляж). По-видимому, это связано с большим видовым разнообразием макрофитов в бухте Аварийной. Большинство эпифитов встречается единично, только *P. fucicola* достигает значительного развития на видах *Fucus*. *P. fucicola* поселяется на растениях *F. vesiculosus* и *F. distichus* начиная с первого года их жизни, достигая максимального развития у многолетних экземпляров на ветвях 2—4 лет. Наибольшему обрастанию подвержены растения *F. vesiculosus*. Покрытие слоевищ фукусов *P. fucicola* больше у растений, где выше доля 2—4-летних ветвей. Слоевища одного и того же вида фукуса в верхних горизонтах обрастают сильнее, чем в нижних.

Автор благодарит сотрудников лаборатории альгологии Мурманского морского биологического института за помощь, оказанную при сборе материала, а также К. Л. Виноградову за ценные рекомендации в ходе подготовки статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Максимова О. В.* Некоторые сезонные особенности развития и определение возраста беломорских фукоидов // Донная флора и продукция краевых морей СССР. М.: Наука, 1980. С. 73—78.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 V 1989.

---

УДК 582.29 : 581.526.44 (235.35)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, №

**А. Пярн, Х. Х. Трасс**

# ЭПИФИТНЫЕ ЛИШАЙНИКИ ГОРНЫХ ЛЕСОВ ХРЕБТА ХАМАР-ДАБАН (ПРИБАЙКАЛЬЕ)

## A. PÄRN, H. H. TRASS. EPIPHYTIC LICHENS OF MOUNTAIN FORESTS OF THE KHAMAR-DABAN MOUNTAIN RANGE (THE BAIKAL REGION)

Группа экологов-лихенологов Тартуского государственного университета в 1979—1982 гг. работала в горных лесах хр. Хамар-Дабан, составляя лихеноиндикационную карту окрестностей г. Байкальска и собирая сравнительные данные на территории Байкальского государственного заповедника. Лихенологически исследована территория от р. Утулик на юго-западе до р. Мишиха на северо-востоке общей площадью примерно 2800 км$^2$ (рис. 1). В экспедиционных работах участвовали и собирали лихенологические флористические материалы Р. Леволл, Т. Михкелев, С. Пало-Калачян, А. Пярн, Т. Рандлане, А. Роосма, Х. Трасс и К. Цобель. Всего было собрано свыше 5000 гербарных образцов, среди них 3000 относятся к эпифитам. К настоящему времени среди эпифитов определено 156 видов. Часть материала не определена из-за отсутствия у некоторых образцов необходимых видовых признаков. Эпифитная лихенофлора Хамар-Дабана состоит, очевидно, из 200 видов, вся лихенофлора — из 400—500 видов. Коллекция хамар-дабанских лишайников сохраняется в лихенологическом гербарии кафедры ботаники и экологии Тартуского государственного университета.

Лихенофлора прибрежных регионов оз. Байкал изучена отрывочно, имеющаяся современная лихенологическая литература (Будаева, 1975, 1976а, б, 1981а, б, 1986; Макрый, 1981а, б, 1984, 1985а, б, 1986а, б; Пярн, 1982, 1986; Пярн и др., 1982; Трасс и др., 1987, и др.) дает лишь неполную картину о ее составе. К настоящему времени более подробно изученными надо считать Байкальский хр. (труды Т. Макрый) и хр. Хамар-Дабан. Список наиболее распространенных видов имеется по Баргузинскому государственному заповеднику (работы С. Э. Будаевой). Другие обширные пространства побережий Байкала остаются очень слабо изученными.

Лесными породами на северных склонах Хамар-Дабана являются пихта *Abies sibirica*, ель *Picea obovata*, лиственница *Larix sibirica* (в лесах Хамар-Дабана сравнительно редко), сосна *Pinus silvestris* (редко), кедр *Pinus sibirica* (обычен), осина *Populus tremula* и *P. suaveolens*, береза *Betula platyphylla* и др. Основными типами являются темнохвойные и горные пихтарники и кедровники. Темнохвойные пихтарники встречаются главным образом в среднем высотном поясе (480—800 м над ур. м.). Настоящие горные леса отмечены на высотах 800—1500 м над ур. м. Доминируют пихта и кедр. На высоте 1500—1600 м над ур. м. начинаются парковые леса с отдельно стоящими старыми кедрами, пихтами и высокотравьем.

Приводимый ниже список содержит 156 видов, относящихся к 45 родам и 21 семейству. В списке роды и виды в пределах родов приводятся в алфавитном порядке.

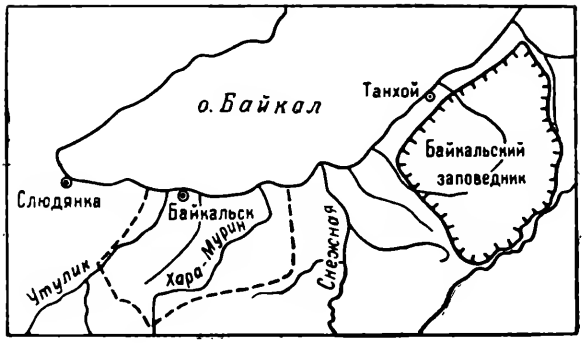


Рис. 1. Картосхема района работ.
Пунктиром обозначены окрестности г. Байкальска.

В список эпифитов включены кроме обычных и некоторые нехарактерные эпифиты из родов *Cladonia* и *Peltigera*. Виды *Mycocalicium parietinum*, *Mycothelia atomaria*, *M. wallrothii*, *M. micula* и *Stenocybe major*, по современным данным, относятся к нелихенизированным грибам, но нами все же включены в список лишайников.

Для каждого вида приведены следующие данные: 1) название и автор(ы) вида; 2) встречаемость по следующей шкале: очень редко — 1—2, редко — 3—10, местами — 11—20, часто — 21—50, очень часто — более 50 местонахождений; 3) район сбора материала: Байкальский заповедник (БЗ), окрестности г. Байкальска; 4) субстраты (древесные породы): *Betula rotundifolia* и *B. platyphylla* (береза); *Picea obovata* (ель сиб.); *Pinus sibirica* (кедр сиб.); *Abies sibirica* (пихта сиб.); *Sorbus sibirica* (рябина); *Populus suaveolens* и *P. tremula* (тополь); 5) высота над уровнем моря; 6) литературный источник (лит.), в котором вид отмечен для Хамар-Дабана (ХД) или окрестностей оз. Байкал. Виды, отмеченные звездочкой, для Хамар-Дабана собраны впервые.

Впервые нами для Хамар-Дабана обнаружено 143 и для окрестностей оз. Байкал 77 видов. Эпифитная лихенофлора Байкальского заповедника насчитывает в настоящее время 108 видов, из них накипных 46, листоватых 46 и кустистых 16. В окрестностях г. Байкальска обнаружено 102 вида эпифитных лишайников. Среди эпифитов первое место занимают лишайники с накипным — 46 % (73 вида), второе — с листоватым — 37 % (56 видов) и последнее — с кустистым — 15 % (23 вида) типами слоевища.

Наибольшее число эпифитных видов встречается в нижних высотных поясах хребта; найденные здесь виды составили 64 %, а на высоте более 1200 м над ур. м. только 32 % из общего числа эпифитных видов. Уменьшение числа видов с увеличением высоты не постепенное, на высоте 1000—1200 м над ур. м. число видов резко (до 26 %) снижается (рис. 2).

К одновидовым в эпифитной флоре лишайникам Хамар-Дабана относятся 2 семейства: *Candelariaceae* и *Strigulaceae*. Среднее число в семействе составляет 7.4. Наивысший средний показатель имеют 7 наиболее крупных по числу видов семейств (табл. 1): *Parmeliaceae*, *Physciaceae*, *Usneaceae*, *Lecanoraceae*, *Pertusariaceae*, *Lecideaceae*, *Caliciaceae*.

На Хамар-Дабане очень часто встречающихся видов (с числом местонахождений более 50) 9: *Cetraria pinastri*, *Evernia mesomorpha*, *Graphis scripta*, *Hypogymnia bitteri*, *H. physodes*, *Lecanora subfuscata*, *Mycoblastus sanguinarius*, *Parmelia saxatilis* и *P. sulcata*. Они составляют из общего числа только 6 %. Самую многочисленную группу — 48 % (76 видов) составляют очень редкие виды с одним —двумя местонахождениями, среди них и такие виды, которые дают

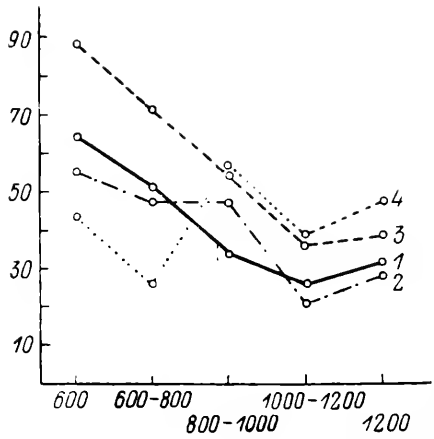


Рис. 2. Число видов лишайников трех морфологических групп в разных высотных зонах.

*1* — все эпифитные лишайники, *2* — накипные лишайники; *3* — листовые лишайники, *4* — кустистые лишайники. По оси абсцисс — высотная зона (м над ур. м.); по оси ординат — проценты от общего числа видов в группе.

---

новую информацию о распространении их на территории СССР: *Calicium parvum* — первая находка в СССР, *Lecanora intumescens* и *L. leptyrodes* — растущие в европейской части СССР на лиственных деревьях, *L. subrubra* — встречается в основном на Дальнем Востоке на лиственных породах, *Hypogymnia pseudophysodes* — найден только на о-ве Сахалин.

Из древесных пород наибольшее количество видов найдено на пихте — 101 вид, затем следует ель — 43 и кедр — 42 (табл. 2). Первое место, занимаемое пихтой, очевидно объясняется тем, что по сравнению с другими хвойными породами пихта доминирует в исследуемом районе и на ней сделано большее количество сборов. На пихте представлено 87 % из кустистых, 66 % из накипных и 61 % из листоватых лишайников.

Если сравнить эпифитную лихенофлору Хамар-Дабана с такой же Байкальского хребта (Макрый, 1985а), то бросается в глаза богатство флоры Хамар-

ТАБЛИЦА 1

Соотношение семейств по числу видов и родов (семейства расположены по системе J. Poelt, 1973)

| Место во флоре по числу видов | Семейство | Число видов | | Число родов |
|---|---|---|---|---|
| | | всего | % от общего числа видов | |
| 1 | *Parmeliaceae* | 23 | 14.6 | 6 |
| 2 | *Physciaceae* | 19 | 12.1 | 6 |
| 3 | *Usneaceae* | 16 | 10.2 | 3 |
| 4 | *Lecanoraceae* | 16 | 10.2 | 2 |
| 5 | *Pertusariaceae* | 13 | 8.3 | 3 |
| 6 | *Lecideaceae* | 10 | 6.4 | 4 |
| 7 | *Caliciaceae* | 9 | 5.7 | 3 |
| 8 | *Hypogymniaceae* | 7 | 4.5 | 2 |
| 9 | *Ramalinaceae* | 6 | 3.8 | 1 |
| 10 | *Lobariaceae* | 5 | 3.2 | 2 |
| 11—12 | *Cladoniaceae* | 5 | 3.2 | 1 |
| 11—12 | *Nephromataceae* | 5 | 3.2 | 1 |
| 13 | *Peltigeraceae* | 4 | 2.5 | 1 |
| 14 | *Collemataceae* | 3 | 1.9 | 2 |
| 15 | *Pleosporaceae* | 3 | 1.9 | 1 |
| 16 | *Mycocaliciaceae* | 2 | 1.3 | 2 |
| 17—19 | *Arthoniaceae* | 2 | 1.3 | 1 |
| 17—19 | *Graphidaceae* | 2 | 1.3 | 1 |
| 17—19 | *Opegraphaceae* | 2 | 1.3 | 1 |
| 20—21 | *Candelariaceae* | 1 | 0.6 | 1 |
| 20—21 | *Strigulaceae* | 1 | 0.6 | 1 |
| | Lichenes imperfecti | 2 | 1.3 | 2 |
| | Всего | 156 | | 45 |

ТАБЛИЦА 2

Число видов лишайников на различных субстратах

| Субстрат | Всего | Накипные | | Листоватые | | Кустистые | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | *а* | *б* | *а* | *б* | *а* | *б* |
| Береза | 38 | 10 | 14 | 26 | 40 | 2 | 9 |
| Ель сибирская | 43 | 12 | 16 | 20 | 36 | 11 | 48 |
| Кедр сибирский | 42 | 17 | 23 | 18 | 32 | 7 | 30 |
| Пихта сибирская | 101 | 47 | 64 | 34 | 61 | 20 | 87 |
| Рябина | 35 | 11 | 15 | 22 | 39 | 2 | 15 |
| Тополь | 32 | 9 | 12 | 21 | 38 | 2 | 9 |

Примечание. *а* — число видов в морфологической группе; *б* — % от общего числа видов в морфологической группе. Виды деревьев, являющиеся субстратами для лишайников, приведены ранее.

Дабана — 156 видов по сравнению с 100 видами Байкальского хребта (из них настоящих эпифитов 92). Такая существенная разница в числе эпифитов двух хребтов (причем общее число видов лишайников на обоих хребтах оценивается одинаково: 400—500 видов) в настоящее время труднообъяснима (тем более, что Байкальский хребет не имеет таких мощных загрязнителей, какими для Хамар-Дабана являются Байкальский и Селенгинский целлюлозно-бумажные комбинаты, растущие населенные пункты, железная дорога и шоссе Иркутск—Улан-Удэ по берегу Байкала и т. д.). Сейчас можно только сказать, что Хамар-Дабан своим более влажным климатом и южным положением благоприятствует более обильному развитию эпифитной лихенофлоры, чем более сухой и северный Байкальский хребет. Но это только общее предположение, и вопрос о количественном составе лихенофлор хребтов, окружающих оз. Байкал, требует специальных исследований.

Ниже мы приводим список эпифитов в лихенофлоре Хамар-Дабана.

* *Acrocordia gemmata* (Ach.) Massal. Очень редко. Окр. г. Байкальска, тополь, на высоте 600—800 м.

* *Arthonia patellulata* Nyl. Очень редко. Окр. г. Байкальска, береза, на высоте более 1200 м.

* *A. radiata* (Pers.) Ach. Очень редко. Окр. г. Байкальска, рябина, на высоте 600—800 м.

* *Bacidia rubella* (Hoffm.) Massal. Очень редко. БЗ, пихта сиб., на высоте около 600 м.

* *Buellia disciformis* (Fr.) Mudd. Довольно часто. БЗ, пихта сиб., на высоте до 800 м; окр. г. Байкальска, пихта сиб., на высоте до 1000 м и более 1200 м. Лит.: Рассадина, 1950; Будаева, 1976а; Макрый, 1985б.

* *B. erubescens* Arnold. Часто. БЗ, пихта сиб., на высоте до 1000 м; окр. г. Байкальска, ель сиб., кедр сиб., пихта сиб., во всех высотных поясах.

* *B. griseovirens* (Turner et Borrer ex Sm.) Almb. Редко. БЗ, пихта сиб., на высоте до 800 м; окр. г. Байкальска, пихта сиб., на высоте более 1200 м.

* *B. insignis* (Naeg. ex Hepp) Th. Fr. Очень редко. БЗ, пихта сиб., на высоте 800—1000 м. По данным В. Вирта (Wirth, 1980) и М. Томина (1956), в качестве эпифита встречается редко.

* *B. punctata* (Hoffm.) Massal. Редко. БЗ, ель сиб., на высоте более 1000 м.

* *B. schaereri* de Not. Редко. БЗ, ель сиб., пихта сиб., на высоте более 800 м. Лит.: Макрый, 1985б.

* *B. zahlbruckneri* Steiner. Редко. БЗ, пихта сиб., начиная с высоты 1200 м; окр. г. Байкальска, пихта сиб., на высоте до 1200 м.

* *Bryoria capillaris* (Ach.) Brodo et D. Hawksw. Местами. БЗ, пихта сиб., на высоте до 1000 м.

* *B. chalybeiformis* (L.) Brodo et D. Hawksw. Местами. БЗ, пихта сиб., на высоте около 600 м и более 1200 м; окр. г. Байкальска, пихта сиб., на высоте более 800 м. Лит.: Рассадина, 1936; Будаева, 1976а; Макрый, 1985б.

* *B. furcellata* (Fr.) Brodo et D. Hawksw. Часто. БЗ, пихта сиб., на высоте около 600 м; окр. г. Байкальска, ель сиб., пихта сиб., на высоте 600—1200 м. Лит.: Будаева, 1976а; Макрый, 1985б.

* *B. fuscescens* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw. Часто. БЗ, пихта сиб., на высоте 800—1000 м и более 1200 м; окр. г. Байкальска, ель сиб., кедр сиб., пихта сиб., по всему лесному поясу.

* *B. implexa* (Hoffm.) Brodo et D. Hawksw. Очень редко. БЗ, пихта сиб., на высоте 800—1000 м. Лит.: Будаева, 1976а.

* *B. lanestris* (Ach.) Brodo et D. Hawksw. Очень редко. БЗ, кедр сиб., пихта сиб., на высоте более 1000 м.

* *B. nadvornikiana* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw. Часто. БЗ, кедр сиб., пихта сиб., на высоте 460—800 м; окр. г. Байкальска, ель сиб., кедр сиб., пихта сиб., на высоте более 800 м. Лит.: Макрый, 1985б.

* *B. pseudofuscescens* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw. Очень редко. БЗ, пихта сиб., на высоте около 600 м.

* *B. simplicior* (Vainio) Brodo et D. Hawksw. Редко. БЗ, береза, кедр сиб., пихта сиб., на высоте более 1200 м. Лит.: Макрый, 1985б.

* *B. trichodes* subsp. *trichodes* (Michaux) Brodo et D. Hawksw. Часто. БЗ, кедр сиб., пихта сиб., на высоте до 1000 м; окр. г. Байкальска, ель сиб., кедр сиб., пихта сиб., на высоте 800—1000 м и более 1200 м.

* *Calicium parvum* Tibell. Очень редко. Окр. г. Байкальска, кедр сиб., на высоте около 600 м. Для СССР найден впервые (Пярн, 1986).

* *C. salicinum* Pers. Очень редко. БЗ, пихта сиб., на высоте около 600 м.

* *C. sphaerocephalum* (L.) Ach. Очень редко. БЗ, пихта сиб., на высоте около 600 м.

* *C. viride* Pers. Редко. БЗ, пихта сиб., на высоте около 600 м; окр. г. Байкальска, ель сиб., на высоте 600—800 м. Лит.: Будаева, 1976а.

* *Candelariella vittellina* (Hoffm.) Müll. Arg. Очень редко. БЗ, ель сиб., на высоте около 600 м.

*Cetraria ciliaris* Ach. em. W. Culb. et C. Culb. Редко. БЗ, береза, пихта сиб., на высоте до 800 м; окр. г. Байкальска, пихта сиб., на высоте более 1000 м. Лит.: Окснер, 1940 (ХД); Будаева, 1976а; Макрый, 1985б.

*C. chlorophylla* (Willd.) Vainio. Местами. БЗ, кедр сиб., пихта сиб., на высоте до 1000 м; окр. г. Байкальска, береза, ель сиб., кедр сиб., пихта сиб., рябина, тополь, на высоте до 1200 м. Лит.: Окснер, 1940 (ХД).

* *C. juniperina* (L.) Ach. Редко. Окр. г. Байкальска, кедр сиб., пихта сиб., начиная с высоты 600 м. Лит.: Макрый, 1981а, 1985б.

* *C. laureri* Krempelh. Часто. БЗ, береза, пихта сиб., на высоте до 1000 м и более 1200 м; окр. г. Байкальска, береза, ель сиб., рябина, на всех высотах лесного пояса. Лит.: Будаева, 1976а; Макрый, 1985б.

* *C. oakesiana* Tuck. Очень редко. БЗ, пихта сиб., на высоте около 600 м.

* *C. pinastri* (Scop.) Gray. Очень часто. БЗ, ель сиб., кедр сиб., пихта сиб., по всему лесному поясу; окр. г. Байкальска, ель сиб., кедр сиб., пихта сиб., на всех высотах. Лит.: Будаева, 1982; Макрый, 1985б.

*C. sepincola* (Ehrh.) Ach. Редко. БЗ, береза, на высоте более 1200 м. Лит.: Рассадина, 1936; Окснер, 1940 (ХД); Будаева, 1976а; Макрый 1985б.

*Cetrelia olivetorum* (Nyl.) Culb. et C. Culb. Часто. БЗ, пихта сиб., рябина, на высоте до 1000 м; окр. г. Байкальска, ель сиб., кедр сиб., пихта сиб., рябина, на всех высотах. Лит.: Окснер, 1940 (ХД); Макрый, 1985б.

* *Chaenotheca brunneola* (Ach.) Müll. Arg. Очень редко. БЗ, кедр сиб., на высоте 800—1000 м.

* *C. chrysocephala* (Turner ex Ach.) Th. Fr. Очень редко. БЗ, пихта сиб., на высоте около 600 м.

* *C. ferruginea* (Turner ex Sm.) Mig. Очень редко. Окр. г. Байкальска, ель сиб., на высоте около 1000 м.

* *Cladonia chlorophaea* (Flörke ex Sommerf.) Sprengel. Очень редко. Окр. г. Байкальска, ель сиб., тополь, на высоте 600—800 м.

* *C. coniocraea* (Flörke) Sprengel. Очень редко. Окр. г. Байкальска, ель сиб., тополь, на высоте 600—1000 м. Лит.: Будаева, 1976а.

* *C. fimbriata* (L.) Fr. Очень редко. Окр. г. Байкальска, ель сиб., тополь, на высоте 600—1000 м. Лит.: Будаева, 1976а.

* *C. glauca* Flörke. Редко. БЗ, ель сиб., на высоте 600—800 м.

*C. gracilis* (L.) Willd. Очень редко. Окр. г. Байкальска, пихта сиб., на высоте более 1200 м. Лит.: Окснер, 1940 (ХД); Будаева, 1976а.

*Collema nigrescens* (Huds.) DC. Редко. БЗ, береза, тополь, на высоте около 600 м. Лит.: Окснер, 1939 (ХД); Макрый, 1985б.

* *Cyphelium inquinans* (Sm.) Trevisan. Редко. Окр. г. Байкальска, пихта сиб., на высоте 600—800 м.

* *C. lucidum* (Th. Fr.) Th. Fr. Очень редко. Окр. г. Байкальска, кедр сиб., на высоте 600—800 м.

* *Evernia mesomorpha* Nyl. Очень часто. БЗ, береза, пихта сиб., на всех высотах. Лит.: Рассадина, 1936; Будаева, 1982; Макрый, 1985б.

* *E. prunastri* (L.) Ach. Редко. Окр. г. Байкальска, ель сиб., на высоте 800—1000 м.

*Graphis scripta* (L.) Ach. Очень часто. БЗ, кедр сиб., пихта сиб., рябина, на высотах до 800 м; окр. г. Байкальска, ель сиб., пихта сиб., рябина, на высоте до 1000 м и более 1200 м. Лит.: Рассадина, 1936; Окснер, 1939 (ХД); Макрый, 1985в.

* *G. tenella* Ach. Очень редко. Окр. г. Байкальска, береза, на высоте около 600 м.

* *Haematomma ochroleucum* (Necker) Laundon. Местами. БЗ, береза, пихта сиб., рябина, около 600 м; окр. г. Байкальска, рябина, на высоте до 1000 м.

* *Heterodermia speciosa* (Wulfen) Trevisan. Местами. БЗ, береза, на высоте около 600 м. Лит.: Макрый, 1985б.

* *Hypogymnia bitteri* (Lynge) Ahti. Очень часто. БЗ, береза, кедр сиб., пихта сиб., на всех высотах; окр. г. Байкальска, ель сиб., кедр сиб., пихта сиб., на всех высотах. Лит.: Будаева, 1976а; Макрый, 1985б.

* *H. bitteriana* (Zahlbr.) Räsänen. Редко. БЗ, пихта сиб., на высоте около 600 м; окр. г. Байкальска, береза, на высоте 600—800 м.

* *H. physodes* (L.) Nyl. Очень часто. БЗ, береза, кедр сиб., пихта сиб., на всех высотах; окр. г. Байкальска, ель сиб., кедр сиб., пихта сиб., на всех высотах. Лит.: Рассадина, 1936; Будаева, 1976в, 1982; Макрый, 1985б.

* *H. pseudophysodes* (Asah.) Kurok. Очень редко. БЗ, кедровый стланик (*Pinus pumila*), на высоте около 600 м. Второе местонахождение для СССР, до этого было найдено на о. Сахалин.

* *H. tubulosa* (Schaerer) Havaas. Очень редко. Окр. г. Байкальска, пихта сиб., на высоте 1000—1200 м. Лит.: Рассадина, 1950; Макрый, 1985б.

* *H. vittata* (Ach.) Parr. Часто. БЗ, береза, кедр сиб., пихта сиб., на всех высотах; окр. г. Байкальска, береза, ель сиб., кедр сиб., пихта сиб., на всех высотах. Лит.: Макрый, 1985б.

* *Lecanora allophana* (Ach.) Nyl. Очень редко. Окр. г. Байкальска, тополь, на высоте 600—1200 м. Лит.: Рассадина, 1950.

* *L. chlarotera* Nyl. Часто. БЗ, пихта сиб., на высоте 600—1000 м.

* *L. chloropolia* (Erichs.) Almb. Часто. БЗ, кедр сиб., пихта сиб., на высоте

около 600 м; окр. г. Байкальска, кедр сиб., пихта сиб., начиная с высоты 800 м. Лит.: Макрый, 1985б.

* *L. coilocarpa* (Ach.) Nyl. Часто. БЗ, пихта сиб., на высоте более 1200 м; окр. г. Байкальска, кедр. сиб., пихта сиб., на высоте до 1000 м. Лит.: Макрый, 1985б.

* *L. impudens* Degel. Очень редко. Окр. г. Байкальска, пихта сиб., рябина, на высоте около 600 м и более 1200 м.

* *L. intumescens* (Rebent.) Rabenh. Очень редко. БЗ, пихта сиб., на высоте около 600 м; окр. г. Байкальска, пихта сиб., на высоте 800—1000 м.

* *L. leptyrodes* (Nyl.) Degel. Очень редко. Окр. г. Байкальска, пихта сиб., на высоте 800—1000 м.

* *L. pallida* (Schreber) Rabenh. Местами. БЗ, пихта сиб., на высоте 600—800 м; окр. г. Байкальска, пихта сиб., на высоте 800—1000 м.

* *L. pulicaris* (Pers.) Ach. Очень редко. БЗ, пихта сиб., на высоте около 600 м.

* *L. scrupulosa* Ach. Очень редко. Окр. г. Байкальска, кедр сиб., на высоте 800—1000 м.

* *L. subfuscata* Magnusson. Очень часто. БЗ, кедр сиб., пихта сиб., на всех высотах; окр. г. Байкальска, кедр сиб., пихта сиб., на всех высотах. Лит.: Макрый, 1985б.

* *L. subrubra* Hue. Очень редко. БЗ, пихта сиб., на высоте 800—1000 м.

* *L. subrugosa* Nyl. Редко. БЗ, пихта сиб., на высоте 800—1000 м; окр. г. Байкальска, пихта сиб., на высоте 800—1200 м. Лит.: Макрый, 1985б.

* *L. symmicta* (Ach.) Ach. Часто. БЗ, береза, кедр сиб., пихта сиб., на высоте 600—800 м; окр. г. Байкальска, береза, ель сиб., пихта сиб., рябина, тополь, на всех высотах. Лит.: Рассадина, 1936; Будаева, 1976а.

* *L. varia* (Hoffm.) Ach. Очень редко. Окр. г. Байкальска, пихта сиб., на высоте более 1200 м.

* *Lecidea plebeja* Nyl. Местами. БЗ, пихта сиб., на высоте около 600 м.

* *L. sphaerella* Hedl. Очень редко. БЗ, пихта сиб., на высоте 800—1000 м.

* *L. tornoensis* Nyl. Редко. БЗ, пихта сиб., на высоте около 600 м; окр. г. Байкальска, пихта сиб., на всех высотах.

* *L. turgidula* Fr. Очень редко. Окр. г. Байкальска, кедр сиб., на высоте 600—800 м.

* *L. vernalis* (L.) Ach. Очень редко. БЗ, пихта сиб., на высоте до 800 м.

* *Lecidella euphorea* (Flörke) Hertel. Очень редко. Окр. г. Байкальска, тополь, на высоте 600—800 м.

* *Lepraria chlorina* (Ach.) Laundon. Очень редко. БЗ, пихта сиб., на высоте около 600 м; окр. г. Байкальска, ель сиб., на высоте 800—1000 м.

* *L. incana* (L.) Ach. Часто. БЗ, пихта сиб., на высоте около 600 м; окр. г. Байкальска, ель сиб., кедр сиб., пихта сиб., тополь, на высоте 600—1000 м.

*Leptogium cyanescens* (Rabenh.) Körber. Местами. БЗ, рябина, на высоте около 600 м; окр. г. Байкальска, рябина, на высоте 600—800 м. Лит.: Окснер, 1939 (ХД).

*L. saturninum* (Dickson) Nyl. Местами. Окр. г. Байкальска, береза, пихта сиб., рябина, тополь, на высоте около 600 м. Лит.: Рассадина, 1936; Окснер, 1939 (ХД); Макрый, 1985б.

* *Lobaria isidiophora* Yoshim. Местами. БЗ, рябина, на высоте около 600 м; окр. г. Байкальска, рябина, на высоте 600—800 м.

* *L. meridionalis* Vainio. Местами. БЗ, береза, пихта сиб., рябина, на высоте около 600 м; окр. г. Байкальска, рябина, на высоте около 600 м.

* *L. orientalis* (Asah.) Yoshim. Очень редко. Окр. г. Байкальска, тополь, на высоте 600—800 м.

*L. pulmonaria* (L.) Hoffm. Часто. БЗ, береза, пихта сиб., на высоте до 1000 м; окр. г. Байкальска, береза, ель сиб., кедр сиб., рябина, тополь, на высоте

600—1000 м. Лит.: Рассадина, 1936; Окснер, 1939 (ХД); Будаева, 1976а; Макрый, 1985б.

* *Mycoblastus affinis* (Schaerer) Schauer. Очень редко. Окр. г. Байкальска, береза, на высоте около 600 м.

* *M. alpinus* (Fr.) Kernst. Редко. БЗ, пихта сиб., ель сиб., на высоте около 600 м; окр. г. Байкальска, пихта сиб., на высоте 800—1000 м и более 1200 м. Все образцы стерильные.

* *M. sanguinarius* (L.) Norman. Очень часто. БЗ, пихта сиб., кедр сиб., береза, тополь, на всех высотах; окр. г. Байкальска, береза, ель сиб., кедр сиб., пихта сиб., на всех высотах. Лит.: Макрый, 1985б.

* *Mycocalicium parietinum* (Ach. ex Schaerer) D. Hawksw. in Tibell. Очень редко. БЗ, кедр сиб., на высоте 800—1000 м.

* *Mycothelia atomaria* (DC. ex Mérat) Keissler. Очень редко. Окр. г. Байкальска, кедр. сиб., на высоте около 600 м.

* *M. wallrothii* (Hepp) D. Hawksw. Редко. БЗ, береза, в нескольких высотных поясах от нижних до высших. Лит.: Макрый, 1985б.

* *M. micula* Körber. Очень редко. Окр. г. Байкальска, пихта сиб., на высоте 600—800 м.

* *Nephroma arcticum* (L.) Torss. Очень редко на стволе деревьев. Окр. г. Байкальска, пихта сиб., на высоте 600—800 м. Лит.: Рассадина, 1936; Окснер, 1956; Будаева, 1976а, б.

* *N. bellum* (Sprengel) Tuck. Очень редко на стволе деревьев. БЗ, рябина, на высоте 600—1000 м. Лит.: Окснер, 1956; Будаева, 1976а, б; Макрый, 1985б.

* *N. helveticum* Ach. Местами. БЗ, береза, рябина, тополь, на высоте до 800 м; окр. г. Байкальска, рябина, на высоте 600—1000 м. Лит.: Рассадина, 1936; Окснер, 1956; Будаева, 1976а, б; Макрый, 1985б.

* *N. parile* (Ach.) Ach. Местами. БЗ, береза, рябина, на высоте около 600 м; окр. г. Байкальска, береза, на высоте 800—1000 м. Лит.: Рассадина, 1936; Окснер, 1939 (ХД); Будаева, 1976а, б; Макрый, 1985б.

* *N. resupinatum* (L.) Ach. Очень редко. БЗ, рябина, на высоте около 600 м. Лит.: Рассадина, 1936; Окснер, 1939 (ХД); Будаева, 1976а; Макрый, 1985б.

* *Ochrolechia androgyna* (Hoffm.) Arnold. Редко. БЗ, кедр сиб., пихта сиб., на высоте до 800 м.

* *O. arborea* (Kreyer) Almb. Очень редко. БЗ, пихта сиб., на высоте 600—800 м; окр. г. Байкальска, пихта сиб., на высоте 600—1000 м.

* *O. lappuensis* (Vainio in Räsänen) Räsänen. Очень редко. БЗ, пихта сиб., на высоте более 1200 м.

* *O. pallescens* (L.) Massal. Редко. Байк. зап., рябина, тополь, на высоте около 600 м; окр. г. Байкальска, тополь, на высоте 600—800 м.

* *O. parella* (L.) Massal. Очень редко. БЗ, рябина, на высоте 800—1000 м. Лит.: Макрый, 1985б.

* *Opegrapha rufescens* Pers. Очень редко. БЗ, пихта сиб., на высоте до 800 м.

* *O. varia* Pers. Очень редко. Окр. г. Байкальска, тополь, на высоте 600—800 м.

* *Parmelia caperata* (L.) Ach. Местами. БЗ, береза, на высоте около 600 м; окр. г. Байкальска, ель сиб., кедр сиб., пихта сиб., на высоте до 1000 м. Лит.: Рассадина, 1936; Макрый, 1981а, 1985б.

* *P. exasperatula* Nyl. Очень редко. Окр. г. Байкальска, береза, на высоте 600—800 м. Лит.: Будаева, 1976а.

*P. olivacea* (L.) Ach. Часто. БЗ, береза, пихта сиб., рябина, на всех высотах; окр. г. Байкальска, береза, ель сиб., кедр сиб., пихта сиб., рябина, на высоте до 1000 м и более 1200 м. Лит.: Окснер, 1940 (ХД); Будаева, 1976а; Макрый, 1985б.

* *P. omphalodes* (L.) Ach. Очень редко. БЗ, рябина, на высоте более 1200 м. Лит.: Макрый, 1985б.

* *P. quercina* (Willd.) Vainio. Очень редко. Р. Слюдянка, тополь, на высоте около 600 м.

* *P. saxatilis* (L.) Ach. Очень часто. БЗ, береза, пихта сиб., рябина, на высоте до 800 м; окр. г. Байкальска, береза, ель сиб., кедр сиб., пихта сиб., рябина, на высоте до 1000 м и более 1200 м. Лит.: Рассадина, 1936; Будаева, 1976а.

* *P. septentrionalis* (Lynge) Ahti. Редко. БЗ, пихта сиб., на высоте более 1200 м. Лит.: Макрый, 1985б.

* *P. sinuosa* (Sm.) Ach. Очень редко. Р. Слюдянка, кедр сиб., на высоте до 800 м.

* *P. subaurifera* Nyl. Редко. БЗ, кедр сиб., пихта сиб., на высоте более 1000 м. Лит.: Макрый, 1985б.

* *P. sulcata* Taylor. Очень часто. БЗ, кедр сиб., пихта сиб., на всех высотах; окр. г. Байкальска, береза, ель сиб., кедр сиб., пихта сиб., рябина, на всех высотах. Лит.: Рассадина, 1936; Будаева, 1976а, 1982: Макрый, 1985б.

* *P. ulophyllodes* (Vainio) Savicz. Очень редко. Окр. г. Байкальска, береза, на высоте около 600 м. Лит.: Макрый, 1985б.

* *Parmeliopsis aleurites* (Ach.) Nyl. Часто. БЗ, пихта сиб., на высоте около 600 м и более 1200 м. Лит.: Будаева, 1976а, 1982; Макрый, 1985б.

* *Parmeliopsis ambigua* (Wulfen) Nyl. Часто. БЗ, кедр сиб., пихта сиб., на всех высотах; окр. г. Байкальска, кедр сиб., пихта сиб., начиная с высоты 600 м. Лит.: Рассадина, 1936; Будаева, 1976а; Макрый, 1985б.

* *P. hyperopta* (Ach.) Arnold. Часто. БЗ, кедр. сиб., пихта сиб., начиная с высоты 600 м; окр. г. Байкальска, ель сиб., кедр сиб., пихта сиб., начиная с высоты 600 м. Лит.: Рассадина, 1936; Будаева, 1976а; Макрый, 1985б.

* *Peltigera collina* (Ach.) Schrad. Очень редко. Р. Слюдянка, тополь, на высоте около 800 м. Лит.: Макрый, 1985б.

*P. leucophlebia* (Nyl.) Gyelnik. Очень редко на стволах деревьев. БЗ, тополь, на высоте около 600 м. Лит.: Окснер, 1939 (ХД); Будаева, 1976а.

*P. polydactyla* (Necker) Hoffm. Очень редко на стволах деревьев. БЗ, тополь, на высоте около 600 м. Лит.: Рассадина, 1936; Окснер, 1939 (ХД).

* *P. praetextata* (Flörke ex Sommerf.) Zopf. Очень редко на стволах деревьев. БЗ, тополь, на высоте около 600 м.

* *Pertusaria alpina* Hepp ex Ahles. Очень редко. БЗ, пихта сиб., на высоте до 800 м.

* *P. carneopallida* (Nyl.) Anzi. Очень редко. Окр. г. Байкальска, пихта сиб., на высоте 1000—1200 м.

* *P. leioplaca* DC. Очень редко. БЗ, рябина, на высоте около 600 м.

* *P. multipuncta* (Turner) Nyl. Местами. БЗ, береза, рябина, пихта сиб., на высоте около 600 м; окр. г. Байкальска, рябина, на высоте 800—1000 м. Лит.: Макрый, 1985б.

* *P. pertusa* (Weigel) Tuck. Редко. БЗ, рябина, на высоте около 600 м; окр. г. Байкальска, пихта сиб., на высоте 600—800 м и более 1200 м. Лит.: Макрый, 1985б.

* *P. sommerfeltii* (Sommerf.) Fr. Очень редко. Окр. г. Байкальска, пихта сиб., на высоте 600—800 м. Лит.: Макрый, 1985б.

* *P. trachythallina* Erichsen. Очень редко. БЗ, пихта сиб., на высоте около 600 м; окр. г. Байкальска, тополь, на высоте 800—1000 м.

* *Phaeophyscia ciliata* (Hoffm.) Moberg. Очень редко. БЗ, тополь, на высоте 600—800 м; окр. г. Байкальска, тополь, на высоте 600—800 м. Лит.: Макрый, 1985б.

* *Physcia aipolia* (Ehrh. ex Humb.) Fürnrohr. Редко. БЗ, береза, ель сиб., кедр сиб., тополь, на высоте до 1200 м. Лит.: Макрый, 1985б.

* *P. hirsuta* (Mereschk.) Moberg. Очень редко. Окр. г. Байкальска, тополь, на высоте до 800 м.

* *P. kairamoi* (Vainio) Moberg. Очень редко. Окр. г. Байкальска, тополь, на высоте 600—800 м. Лит.: Макрый, 1985б.

* *Physconia detersa* (Nyl.) Poelt. Местами. БЗ, рябина, тополь, на высоте до 1000 м. Лит.: Макрый, 1985б.

* *P. grisea* (Lam.) Poelt. Редко. БЗ, рябина, тополь, на высоте до 800 м. Лит: Будаева, 1976а.

* *P. perisidiosa* (Erichsen) Moberg. Редко. БЗ, береза, рябина, на высоте около 600 м; окр. г. Байкальска, тополь, на высоте 600—800 м.

* *Platismatia glauca* (L.) W. Culb. et C. Culb. Часто. БЗ, ель сиб., пихта сиб., на высоте до 1000 м; окр. г. Байкальска, береза, ель сиб., кедр сиб., пихта сиб., па высоте до 1000 м.

* *P. interrupta* W. Culb. et C. Culb. Редко. Окр. г. Байкальска, ель сиб., кедр сиб., на высоте 600—1000 м.

* *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf. Местами. БЗ, ель сиб., на высоте более 1000 м; окр. г. Байкальска, ель сиб., пихта сиб., на высоте 800—1000 м и более 1200 м.

* *Ramalina calicaris* (L.) Fr. Очень редко. Окр. г. Байкальска, рябина, на высоте около 600 м.

* *R. dilacerata* (Hoffm.) Hoffm. Очень редко. Окр. г. Байкальска, ель сиб., на высоте около 600 м. Лит.: Макрый, 1985б.

* *R. farinacea* (L.) Ach. Редко. Окр. г. Байкальска, пихта сиб., тополь, на высоте 800—1000 м.

* *R. pollinaria* (Westr.) Ach. Редко. Окр. г. Байкальска, пихта сиб., на высоте 800—1000 м.

* *R. roesleri* (Hochst. ex Schaerer) Hue. Редко. БЗ, пихта сиб., рябина, на высоте около 600 м; окр. г. Байкальска, ель сиб., пихта сиб., тополь, на высоте 600—1000 м.

* *R. thrausta* (Ach.) Nyl. Редко. БЗ, пихта сиб., на высоте около 600 м. Лит: Рассадина, 1936; Макрый, 1985б.

* *Rinodina archaea* (Ach.) Arnold. Очень редко. БЗ, береза, начиная с высоты 1200 м. Лит.: Макрый, 1985б.

* *R. cinereovirens* (Vainio) Vainio. Очень редко. БЗ, пихта сиб., начиная с высоты 1200 м; окр. г. Байкальска, пихта сиб., начиная с высоты 1200 м.

* *R. sophodes* (Ach.) Massal. Очень редко. Окр. г. Байкальска, береза, па высоте 800—1000 м. Лит.: Рассадина, 1950; Макрый, 1985б.

* *Stenocybe major* Nyl. Редко. БЗ, пихта сиб., на высоте до 1200 м; окр. г. Байкальска, пихта сиб., на высоте 800—1000 м.

* *Sticta nylanderiana* Zahlbr. Местами. БЗ, рябина, тополь, пихта сиб., на высоте около 600 м; окр. г. Байкальска, рябина, на всех высотах. Лит.. Макрый, 1981б, 1985б.

* *Usnea caucasica* Vainio. Очень редко. Окр. г. Байкальска, пихта сиб., на высоте 800—1000 м.

* *U. filipendula* Stirton. Редко. Окр. г. Байкальска, пихта сиб., на высоте более 1200 м.

* *U. longissima* Ach. Часто. БЗ, ель сиб., кедр сиб., пихта сиб., начиная с высоты 600 м; окр. г. Байкальска, ель сиб., кедр сиб., пихта сиб., начиная с высоты 600 м. Лит.: Рассадина, 1936.

* *U. subfloridana* Stirton. Часто. БЗ, ель сиб., кедр сиб., на высотах до 1200 м; окр. г. Байкальска, ель сиб., кедр сиб., пихта сиб., на высоте 600—1000 м. Лит.: Рассадина, 1936; Будаева, 1976а; Макрый, 1985б.

* *Varicellaria rhodocarpa* (Körber) Th. Fr. Очень редко. Окр. г. Байкальска, пихта сиб., на высоте 800—1000 м.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Будаева С. Э.* Распределение лишайников в долине р. Шумилихи (Баргузинский заповедник) // Флора, растительность, растительные ресурсы Забайкалья и сопредельных областей. Чита, 1975. С. 28—30. — *Будаева С. Э.* Закономерности распределения лишайников Баргузинского заповедника (Бурятская АССР) // Бот. журн. 1976а. Т. 61, № 3. С. 395—406. — *Будаева С. Э.* К флоре лишайников Баргузинского заповедника. Сем. *Peltigeraceae* // Нов. сист. низш. раст. 1976б. Т. 13. С. 145—149. — *Будаева С. Э.* Материалы к флоре лишайников Баргузинского заповедника // Флористические исследования в заповедниках РСФСР. М.: Изд-во АН СССР, 1981а. С. 113—123. — *Будаева С. Э.* Лишайниковые группировки Баргузинского государственного заповедника // Брио-лихенологические исследования высокогорных районов и Севера СССР. Апатиты: Кол. Фил. АН СССР, 1981б. С. 79—80. — *Будаева С. Э.* Лишайники сосновых лесов Бурятии // Экология и биология низших растений. Минск: Изд-во АН БССР, 1982. С. 217—218. — *Будаева С. Э.* Лишайники Баргузинского государственного заповедника (эколого-ценотическое распределение): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Новосибирск, 1986. 16 с. — *Будаева С. Э., Глуздаков С. И.* Новые находки лишайников в Забайкалье // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1975. Т. 15, № 3. С. 133—134. — *Макрый Т. В.* Новинки для лихенофлоры СССР // Бот. журн. 1981а. Т. 61, № 1. С. 129—132. — *Макрый Т. В.* Новые и редкие лишайники из Прибайкалья // Новые данные о фитогеографии Сибири. Новосибирск: Наука, 1981б. С. 224—226. — *Макрый Т. В. Cetraria rassadinae* — новый вид лишайника из Прибайкалья // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 7. С. 952—957. — *Макрый Т. В.* Эпифитные лишайники Байкальского хребта // Бот. журн. 1985а. Т. 70, № 11. С. 1441—1450. — *Макрый Т. В.* Редкие и новые для Азии и СССР лишайники из Прибайкалья // Бот. журн. 1985б. Т. 70, № 10. С. 1406—1410. — *Макрый Т. В.* Лишайники Байкальского хребта (Становое нагорье): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Новосибирск, 1986а. 16 с. — *Макрый Т. В.* Особенности распределения лишайников на Байкальском хребте // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1986б. № 2. С. 9—16. — *Окснер А. М.* Лишайники басейну рік Індигірки, Яни, Лени і Південного Прибайкалля // Журн. Ин-ту бот. АН УРСР. 1933. № 23. С. 117—139. — *Окснер А. М.* Лишайники базейну рік Лени, Яни, Індигірки та Південного Прибайкалля // Бот. журн. АН УРСР. 1940. Т. 1, № 1. С. 77—100; № 2. С. 313—324; № 3—4. С. 31—57.—*Окснер А. М.* Флора лишайників України. Київ: Изд-во АН УРСР, 1956. 495 с. — *Пярн А. Й.* Индикационная способность лишайника *Mycoblastus sanguinarius* (L.) Norm. // Экология и биология низших растений. Минск: Изд-во АН БССР, 1982. С. 243—244. — *Пярн А. Й.* Новый для СССР вид лишайника из Северного Хамар-Дабана // Fol. Cryptog. Eston. 1986. Вып. 20. С. 5. — *Пярн А. Й., Трасс Х. Х., Цобель К. Р.* Лихеноиндикация степени загрязненности атмосферного воздуха в Прибайкалье // Биогеохимические аспекты криптоиндикации. Таллинн: Изд-во АН ЭССР, 1982. С. 37—38. — *Рассадина К. А.* Лихенологический очерк Байкальских берегов // Тр. БИН АН СССР. 1936. Сер. 2. Т. 3. С. 625—662. — *Рассадина К. А.* Дополнительный список лишайников побережий Байкала // Тр. БИН АН СССР. 1950. Сер. 2. Т. 6. С. 344—353. — *Томин М. П.* Определитель корковых лишайников европейской части СССР (кроме Крайнего Севера и Крыма). Минск: Изд-во АН БССР, 1956. 534 с. — *Трасс Х. Х., Пярн А. Й., Цобель К. Р.* Лихеноиндикационная оценка степени загрязненности атмосферной среды южного Прибайкалья // Региональный мониторинг состояния озера Байкал. Л.: Гидрометеоиздат, 1987. С. 54—63. — *Wirth V.* Flechtenflora: Okologische Kennzeichnung und Bestimmung der Flechten Südwestdeutschlands und angrenzender Gebiete. Stuttgart: Ulmer, 1980. 552 S.

Тартуский государственный
университет.

Получено 13 VII 1988.

---

УДК 581.8 : 581.5 : 581.144.4 (23.0)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 3

### Е. А. Мирославов, И. М. Кравкина

# СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ ЛИСТА РАСТЕНИЙ, ПРОИЗРАСТАЮЩИХ В ГОРАХ НА РАЗНЫХ ВЫСОТАХ

### E. A. MIROSLAVOV, I. M. KRAVKINA. COMPARATIVE ANATOMY OF LEAF IN PLANTS GROWING IN MOUNTAINS AT DIFFERENT ALTITUDES

Проведено сравнительное изучение анатомии листа ряда близкородственных растений, произрастающих в горах Заилийского Алатау на разных высотах: *Oxytropis lapponica* (2600 и 3450 м над ур. м.), *O. chionobia* (3450 м над ур. м.), *Geranium collinum* (1450 и 3250 м над ур. м.), *Papaver croceum* (2050 и 3450 м над ур. м.), *Taraxacum pseudoalpinum* (2000 и 3450 м над ур. м.), *Potentilla argentea* (2000 м над ур. м.), *P. gelida* (3450 м над ур. м.). Обнаружено, что листья растений, произрастающих на высоте 3250—3450 м над ур. м., толще, их палисадные клетки крупнее и более вытянуты. У некоторых из этих растений больше слоев палисадной ткани, выше численность устьиц, значительно сильнее развиты межклетники, чем у растений, произрастающих в лесном поясе (1450—2600 м над ур. м.). Сильно развитая система межклетников и большое число устьиц характеризуются как признаки, возникающие в процессе адаптации высокогорных растений к разряженной атмосфере и прежде всего к пониженной концентрации углекислого газа.

Изучению анатомии листа высокогорных растений посвящено большое число исследований (см. обзор: Napp-Zinn, 1984). Нередко в них дается количественная оценка тех или иных анатомических признаков. Чаще всего рассматриваются такие количественные показатели, как толщина листа, число устьиц на единицу площади листовой пластинки, число слоев клеток мезофилла, размеры клеток. Однако еще не все признаки строения листа в условиях высокогорий изучены достаточно подробно. Крайне ограниченны, в частности, сведения о размерах межклетников. Точных количественных данных на этот счет нет вообще, хотя встречаются указания на повышенную сомкнутость тканей у альпийских растений (Иванская, 1967). В настоящей работе дается сравнительная характеристика анатомических признаков листа ряда близкородственных растений, произрастающих на разных высотах. Особое внимание уделяется степени развития межклетников.

## Материал и методика

Материал собирали в горах Заилийского Алатау. В качестве объектов исследования были взяты: *Oxytropis lapponica*, *O. chionobia*, *Papaver croceum*, *Taraxacum pseudoalpinum*, *Potentilla gelida*, произрастающие на высоте 3450 м над ур. м. в субнивальном поясе, *Geranium collinum* — 3250 м и растущие в лесном поясе *Oxytropis lapponica* — 2600, *Papaver croceum* — 2050, *Taraxacum pseudoalpinum* и *Potentilla argentea* — 2000, *Geranium collinum* — 1450 м над ур. м.

Фиксировали листья срединной формации во время цветения растения в июле. Для исследования вырезали кусочки из средней трети листовой пластинки между краем листа и центральной жилкой. Фиксацию проводили глутаровым альдегидом, четырехокисью осмия по общепринятой методике. Материал заливали в аралдит. Кроме этого листья фиксировали и в 70%-ном спирте. Поперечные срезы листа толщиной 2.0 мкм делали на пирамитоме фирмы LKB. Парциальный объем межклетников определяли на фотографиях, снятых на световом микроскопе NU-2 Carl Zeiss IENA, точечным методом, описанным в работе А. М. Силаевой и А. В. Силаева (1979). Число устьиц подсчитывали на фотографиях, полученных на сканирующем электронном микроскопе JSM-35.

## Результаты исследования

*Oxytropis lapponica*, 2600 м над ур. м. Листья амфистоматические, но устьица в основном располагаются на адаксиальной стороне листовой пластинки. Мезофилл дифференцирован на столбчатую и губчатую паренхимы. Столбчатая ткань состоит из двух четко выраженных слоев клеток, имеющих примерно одинаковые размеры. Число слоев губчатой ткани варьирует от 3 до 4. Межклетники развиты сравнительно слабо (рис. 1).

*Oxytropis lapponica*, 3450 м над ур. м. Листья несколько толще, чем у растений, взятых на высоте 2600 м. В числе слоев клеток мезофилла различий не обнаруживается, но палисадные клетки у растений субнивального пояса несколько длиннее и уже. С абаксиальной стороны листа устьиц примерно в два раза больше. На адаксиальной стороне их численность практически не изме-

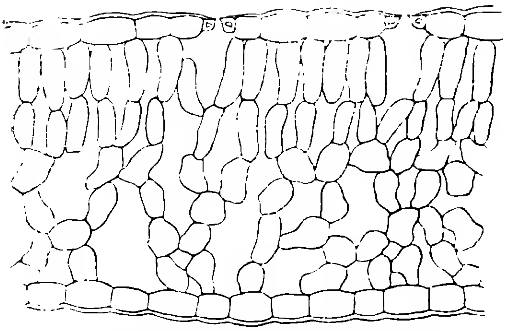


Рис. 1. Поперечный срез листа *Oxytropis lapponica*, 2600 м над ур. м.

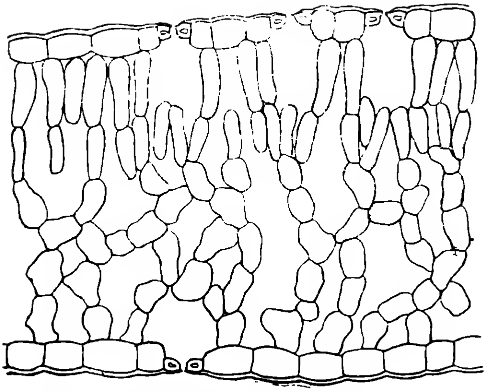


Рис. 2. Поперечный срез листа *Oxytropis lapponica*, 3450 м над ур. м.

няется. Весьма существенные различия выявляются и в степени развития межклетников. У растений, обитающих на высоте 3450 м над ур. м., парциальный объем межклетников почти в два раза больше, чем у растений, произрастающих на меньшей высоте (таблица, рис. 2).

*Oxytropis chionobia*, 3450 м над ур. м. Листья сильно опушены. Толщина их значительно больше, чем у растений вышеописанного вида, произрастающих на той же высоте. Палисадная ткань состоит из 2—3 слоев сильно вытянутых клеток. Парциальный объем межклетников очень высок. Он составляет почти половину общего объема, занимаемого мезофиллом (таблица, рис. 3).

*Geranium collinum*, 1450 м над ур. м. Листья амфистоматические, сравнительно тонкие. На адаксиальной стороне листа устьиц почти в 4 раза меньше, чем на абаксиальной. Мезофилл состоит из одного слоя палисадной и трех слоев клеток губчатой ткани. Межклетники развиты слабо. Они занимают немногим больше 1/4 общего объема мезофилла (см. таблицу).

*Geranium collinum*, 3250 м над ур. м. Листовая пластинка значительно толще, чем у растений лесного пояса. Это обусловлено как увеличением числа слоев клеток мезофилла, так и значительно бóльшими размерами клеток. У высокогорных растений больше отношение продольной и поперечной осей палисадных клеток, т. е. клетки сильнее вытянуты. У этих растений больше устьиц на обеих сторонах листа. Особенно резкая разница обнаруживается на адаксиальной стороне листовой пластинки: у растений альпийского пояса устьиц почти в три раза больше, чем у растений лесного. Различия выявляются и в парциальном объеме межклетников. У растений, обитающих на бóльших высотах, они развиты гораздо сильнее (см. таблицу).

*Papaver croceum*, 2050 м над ур. м. Листья амфистоматические. На адаксиальной стороне листовой пластинки устьиц очень мало. Палисадная ткань представле-

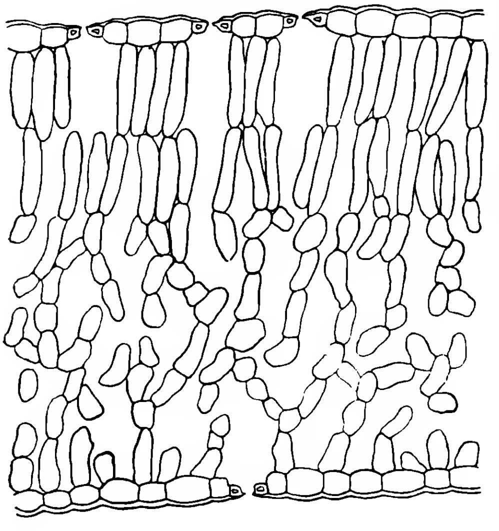


Рис. 3. Поперечный срез листа *Oxytropis chionobia*, 3450 м над ур. м.

на двумя слоями клеток. Второй (внутренний) слой менее выражен, чем наружный, и состоит из более коротких клеток. Межклетники занимают примерно 1/3 общего объема мезофилла (см. таблицу).

*Papaver croceum*, 3450 м над ур. м. Листовая пластинка значительно толще, чем у растений лесной популяции. Число слоев палисадной ткани одинаково, но продольная ось палисадной клетки гораздо длиннее, а поперечная — короче, чем у *P. croceum*, произрастающего на меньшей высоте. Поэтому отношение длинной и короткой осей у субнивальных растений значительно выше. Больше у них и число устьиц. Однако по последнему признаку различия не столь велики, как у вышеописанных видов (см. таблицу).

*Taraxacum pseudoalpinum*, 2000 м над ур. м. Листья амфистоматические. Мезофилл дифференцирован на столбчатую и губчатую ткани. Столбчатая ткань состоит из двух слоев довольно вытянутых клеток. Их продольная ось более чем в два с половиной раза длиннее поперечной. Межклетники развиты сравнительно слабо (см. таблицу).

*Taraxacum pseudoalpinum*, 3450 м над ур. м. Листья имеют приблизительно такую же толщину и то же число слоев палисадной и губчатой ткани, как и у лесной популяции. Незначительны различия и по соотношению продольной и поперечной осей. Клетки палисады у растений, произрастающих в субнивальном поясе, несколько крупнее. Сильнее у них развиты и межклетники (см. таблицу).

*Potentilla argentea*, 2000 м над ур. м. Листья сравнительно тонкие. Мезофилл состоит из двух слоев столбчатой и трех слоев губчатой ткани. Клетки столбчатой ткани довольно сильно вытянуты. Межклетники развиты слабо (см. таблицу).

*Potentilla gelida*, 3450 м над ур. м. Листовая пластинка значительно толще, чем у *P. argentea*. Больше число слоев клеток как палисадной, так и губчатой тканей. Различия в размерах клеток невелики. Практически не обнаруживается разница и в отношении длинной оси к короткой. В степени

Анатомические признаки листа у растений, произрастающих в горах на разных высотах

| Вид | Высота, м над ур. м. | Толщина листа, мкм | Число слоев палисадной паренхимы | Размеры палисадных клеток, мкм |  | Отношение а/б | Парциальный объем межклетников, % | Число устьиц на 1 мм² |  |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
|  |  |  |  | длинная ось (а) | короткая ось (б) |  |  | адаксиальная сторона листа | абаксиальная сторона листа |
| *Oxytropis lapponica* | 2600 | 153.00±1.42 | 2 | 31.90±0.90 | 11.50±0.45 | 2.77 | 22.90 | 268.20±10.80 | 7.50±0.28 |
| *O. lapponica* | 3450 | 166.10±2.60 | 2 | 36.10±1.35 | 10.20±0.32 | 3.53 | 40.85 | 256.60±27.10 | 14.30±0.33 |
| *O. chionobia* | 3450 | 234.70±1.59 | 2—3 | 41.70±0.67 | 9.20±0.22 | 4.85 | 47.70 | — | — |
| *Geranium collinum* | 1450 | 83.10±3.01 | 1 | 30.00±1.07 | 10.70±0.22 | 2.80 | 26.64 | 73.70±5.70 | 272.70±19.50 |
| *G. collinum* | 3250 | 257.50±4.75 | 2 | 66.20±1.67 | 12.70±0.30 | 5.21 | 39.24 | 199.90±8.50 | 397.70±18.40 |
| *Papaver croceum* | 2050 | 169.70±4.75 | 2 | 30.70±0.77 | 16.70±0.50 | 1.83 | 32.35 | 9.40±1.30 | 80.90±5.60 |
| *P. croceum* | 3450 | 252.50±3.22 | 2 | 46.20±1.02 | 12.20±0.37 | 3.79 | 50.85 | 18.18±1.60 | 85.20±10.80 |
| *Taraxacum pseudoalpinum* | 2000 | 238.70±3.52 | 2 | 38.50±0.62 | 14.50±0.50 | 2.66 | 28.45 | 95.10±11.10 | 182.40±16.20 |
| *T. pseudoalpinum* | 3450 | 242.20±3.22 | 2 | 38.50±0.90 | 16.70±0.62 | 2.30 | 37.25 | 160.90±13.90 | 157.60±18.20 |
| *Potentilla argentea* | 2000 | 134.00±3.52 | 2 | 32.20±0.62 | 10.20±0.22 | 3.16 | 24.92 | — | — |
| *P. gelida* | 3450 | 200.00±3.67 | 3 | 39.20±0.15 | 11.50±0.22 | 3.40 | 52.00 | — | — |

развития межклетников различия между видами весьма существенны. У *P. gelida* их парциальный объем примерно в два раза больше (см. таблицу).

## Обсуждение результатов

Как показывает анализ полученных данных, близкородственные растения, произрастающие на разных высотах, существенно различаются по целому ряду признаков. Так, почти у всех исследованных видов с увеличением высоты листовая пластинка становится толще. Иногда увеличивается число слоев палисадной ткани. Аналогичные данные были получены ранее многими исследователями (см. обзор: Napp-Zinn, 1984).

Существенные различия обнаруживаются в размерах и форме клеток. С увеличением высоты они, как правило, становятся более крупными и более вытянутыми. При этом у некоторых растений и длина, и ширина клеток больше (*Geranium collinum*), у других удлиняется продольная ось, а поперечная становится несколько короче (*Oxytropis lapponica*, *Papaver croceum*).

Увеличение размеров клеток в условиях высокогорий обнаружено и у других растений. Так, у *Dactylis glomerata*, произрастающего на высоте 1000 м над ур. м., размеры клеток эпидермы листа составляют 197×21 мкм (длина× ×ширина), а на высоте 2000 м — 363×28 мкм. Увеличивается и длина замыкающих клеток устьиц — от 46 до 57 мкм (Borrill, 1961, цит. по: Napp-Zinn, 1984). По данным других исследователей (Tarnavschi, Pauca-Comanescu, 1972; Иванская, 1975), для альпийских растений характерна мелкоклетность. Возникает вопрос, чем можно объяснить такое противоречие.

Как известно, крупноклетность характерна и для растений Крайнего Севера (Буболо, 1984). Очевидно, недостаток тепла может способствовать формированию крупных клеток, что подтверждается экспериментальными данными. Как показал О. П. Родченко с соавторами (1988), в корнях проростков пшеницы, выращенных при пониженных температурах, формируются более крупные клетки по сравнению с растениями, развивающимися в тепле. Наряду с недостатком тепла высокогорьям свойственны высокая освещенность, повышение дневной температуры, нередко недостаток влаги, т. е. условия, способствующие формированию ксероморфных признаков, одним из которых, как известно, является мелкоклетность. Таким образом, в условиях высокогорий одни факторы внешней среды способствуют формированию крупных клеток, другие — мелких. По всей вероятности, в зависимости от соотношения напряженности этих факторов формируются клетки тех или иных размеров.

В субнивальном поясе недостаток тепла, видимо, больше, чем другие факторы, влияет на размеры клеток, что и находит свое отражение в крупноклетности листьев высокогорных растений.

У растений, произрастающих на разных высотах, весьма существенная разница обнаруживается и в числе устьиц, приходящемся на единицу площади листовой пластинки. У всех исследованных растений субнивального пояса число устьиц на 1 мм$^2$ поверхности листа больше, чем у растений лесного пояса. При этом увеличение численности устьиц происходит главным образом на той стороне листовой пластинки, где их меньше (см. таблицу).

Полученные данные о численности устьиц полностью совпадают с имеющимися в литературе (обзор: Napp-Zinn, 1984).

У листьев растений с разных высот не одинакова степень развития межклетников. При этом в противоположность имеющимся в литературе данным (Иванская, 1967, 1977) у всех исследованных нами растений, произрастающих на бо́льших высотах, обнаружена более развитая система межклетников, причем эти различия весьма значительны. Так, у растений *O. lapponica*, взятых около ледника (3450 м над ур. м.), межклетники развиты почти в два раза сильнее, чем у растений того же вида, собранных в лесном поясе. У *O. chionobia* эта особенность выражена еще ярче.

В связи с этим следует обратить внимание на то, что, несмотря на имеющиеся в литературе указания на бóльшую сомкнутость тканей у альпийских растений, точных количественных определений этого показателя структуры листа не проводилось.

Таким образом, растения, произрастающие на бóльших высотах, обладают рядом количественных признаков, часть из которых следует отнести к так называемым ксероморфным. Это прежде всего уменьшение размеров листовой пластинки, увеличение толщины листа, увеличение числа слоев клеток палисадной ткани, бóльшая вытянутость этих клеток, увеличение числа устьиц на единицу площади листовой пластинки.

Однако наряду с этими признаками у высокогорных растений выявляются и черты строения, не свойственные склерофитам. Так, у исследованных нами растений субнивального пояса клетки мезофилла, как правило, крупнее, чем у близкородственных растений, произрастающих на меньших высотах. Крупноклетность характерна и для растений увлажненных местообитаний, в частности для водных растений. Кроме того, у высокогорных растений обнаруживается значительно более развитая система межклетников, чем у растений с меньших высот. Этот признак также нельзя отнести к ксероморфным. Напротив, для склерофитов, как известно, характерна плотная сомкнутость тканей (Василевская, 1954).

Таким образом, у изученных нами растений высокогорий наряду с признаками, обычно называемыми ксероморфными (увеличение толщины листовой пластинки и числа слоев палисадной ткани, бóльшая вытянутость палисадных клеток, бóльшее число устьиц на единицу площади листа), обнаруживаются черты строения, не свойственные ксерофитам (довольно большая рыхлость мезофилла, сравнительно крупные размеры клеток). Столь необычное сочетание анатомических признаков отражает реакцию растений на те своеобразные климатические условия, которые существуют в высокогорьях. Наряду с недостатком тепла, высокой инсоляцией, а нередко и ограниченным количеством влаги большое значение для высокогорных растений, вероятно, имеет разряженность атмосферы. По мнению S. Halloy (1981), понижение атмосферного давления и прежде всего снижение концентрации $CO_2$ могут оказывать более сильное влияние на распространение горных растений на больших высотах, чем пониженная температура. В связи с этим можно предположить, что у высокогорных растений, во всяком случае у некоторых из них, должны существовать приспособления, способствующие усилению газообмена.

Именно с этих позиций мы и постараемся обсудить результаты проведенного исследования. Прежде всего остановимся на характеристиках устьичного комплекса и системы межклетников, поскольку именно эти структуры принимают участие в регуляции газообмена растений.

Как уже отмечалось выше, для высокогорных растений характерно сравнительно большое число устьиц на единицу площади листа. Как известно, большое число устьиц имеют многие растения, произрастающие в сухом жарком климате, в умеренном поясе на болотах и в других неблагоприятных условиях.

D. Parkhurst (1978) на основании изучения большого числа видов, произрастающих в самых различных экологических условиях, показал, что между толщиной листовой пластинки и численностью устьиц существует тесная положительная коррелятивная связь. Как полагает автор, изменение условий внешней среды прежде всего вызывает изменение толщины листовой пластинки, и уже как следствие этого меняется численность устьиц и их распределение. Следует обратить внимание на то, что увеличение числа устьиц происходит главным образом на той стороне листовой пластинки, где их было меньше или они совсем отсутствовали. Вероятно, именно такое распределение устьиц будет способствовать максимальному усилению газообмена.

Согласно A. Keith с соавторами (1982), формирование устьиц не только на нижней, но и на верхней стороне листа существенно увеличивает его проводимость для $CO_2$, что может иметь адаптивное значение. Листья альпийских растений часто утолщены. Повышенное число устьиц у них можно связать с увеличением толщины листовой пластинки. Однако, по нашему мнению, большое число устьиц у горных растений обусловливается и пониженной концентрацией углекислоты. Как следует из данных, приведенных А. В. Дорошенко (1925), содержание $CO_2$ в атмосфере на высоте 6000 м над ур. м. в 2 раза меньше, чем на уровне моря. Таким образом, у высокогорных растений, как нам представляется, увеличение числа устьиц должно определяться не только толщиной листа, но и разряженностью атмосферы. Это предположение, в частности, подтверждается таким фактом. У *O. lapponica* на высоте 2600 м над ур. м. толщина листа равна 1530 мкм, а на высоте 3450 м — 1661 мкм, т. е. различия в толщине листьев минимальны. Устьиц же на адаксиальной стороне листа у растений субнивального пояса почти в 2 раза больше. Вероятно, в этом случае повышенная численность устьиц прежде всего обусловливается разряженностью атмосферы, а не теми незначительными различиями в толщине листа, которые были обнаружены.

Подобное предположение уже высказывалось в литературе (Woodward, 1986). Позднее оно было подтверждено и экспериментальными данными. Оказалось, что при выращивании растений в контролируемых условиях с увеличением концентрации $CO_2$ численность устьиц снижается (Woodward, 1987). В этом отношении представляют интерес и такие сведения. У растений, взятых в гербарий 200 лет назад, численность устьиц выше по сравнению с растениями, собранными в этом же месте в настоящее время (Woodward, 1987), что, по мнению автора, определяется значительным увеличением содержания $CO_2$ в атмосфере, которое произошло за последние два столетия.

Хорошо развитая система межклетников также способствует усилению газообмена листа, поэтому и формирование более крупных межклетников в условиях высокогорий можно рассматривать как проявление реакции растений на пониженное содержание углекислого газа в атмосфере.

Таким образом, листья исследованных нами растений, произрастающих в высокогорьях, имеют более развитую систему межклетников и большее число устьиц по сравнению с близкородственными растениями, обитающими на меньших высотах. Эти особенности строения листа, вероятно, можно рассматривать как приспособительные к условиям разряженной атмосферы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Буболо Л. С.* Сравнительный анализ ультраструктуры клеток хлоренхимы листа некоторых представителей флор о. Врангеля и Ленинградской области // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 11. С. 1482—1491. — *Василевская В. К.* Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1954. 184 с. — *Дорошенко А. В.* Влияние горного климата на растения // Тр. по прикл. ботан., сел. 1925. Т. 15. С. 115—183. — *Иванская Э. Н.* Пути структурной специализации высокогорных растений // Зап. центральнокавказ. отделения ВБО. 1967. Вып. 2. С. 46—50. — *Иванская Э. Н.* К анатомической характеристике некоторых высокогорных растений Центрального Кавказа // Бюл. МОИП. Нов. сер. Отд. биол. 1975. Т. 80, вып. 6. С. 73—81. — *Иванская Э. Н.* О строении стеблей высокогорных растений Центрального Кавказа // Проблемы ботаники. Баку: Элм, 1977. Т. 13. С. 187—192. — *Родченко О. П., Маричева Э. А., Акимова Г. П.* Адаптация растущих клеток корня к пониженным температурам. Новосибирск: Наука, 1988. 147 с. — *Силаева А. М., Силаев А. В.* Методы анализа электронно-микроскопических изображений хлоропластов // Физиология и биохимия культ. растений. 1979. Т. 11, № 6. С. 547—562. — *Halloy S.* La presion de anhidrido carbonico como limitante altitudinal de las plantas // Lilloa. 1981. Vol. 35, N 3. P. 159—167. — *Keith A. M., Gibson A. C., O'Leary J. W.* The adaptive significance of amphistomatic leaves // Plant. Cell and Environ. 1982. Vol. 5, N 6. P. 455—

460. — *Napp-Zinn K.* Anatomie des Blattes. II. Angiospermen. Bd I. Encyclopedia of plant anatomy. 1984. 519 p. — *Parkhurst D. F.* The adaptive significance of stomatal occurrence on one or both surfaces of leaves // J. Ecol. 1978. Vol. 66, N 2. P. 367—383. — *Tarnavschi I. T., Pauca-Comanescu M.* Morphological variation of leaf epidermis depending on station in several herbaceous // Rev. Roumaine Biol. Ser. bot. 1972. Vol. 17, N 5. P. 299—309. — *Woodward F. I.* Ecophysiological studies on the shrub *Vaccinium myrtillus* L. taken from a wide altitudinal range // Oecologia. 1986. Vol. 70, N 4. P. 580—586. — *Woodward F. I.* Stomatal numbers are sensitive to increase in $CO_2$ from pre-industrial levels // Nature. 1987. Vol. 327, N 6123. P. 617—618.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 III 1989.

---

УДК 581.1/5

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 3

### Л. А. Димеева

# ДВЕ ФОРМЫ *ATRIPLEX FOMINII* (*CHENOPODIACEAE*) НА ОСУШЕННОМ ДНЕ АРАЛЬСКОГО МОРЯ

## L. A. DIMEYEVA. TWO FORMS OF *ATRIPLEX FOMINII* (*CHENOPODIACEAE*) ON THE DRAINED BOTTOM OF THE ARAL SEA

**На примере лебеды Фомина изучали возможность ускорения микроэволюционных процессов в условиях осушенного дна Аральского моря. Описаны две формы лебеды, различающиеся по морфологическим, ценотическим признакам и эдафотопу. Проведена биометрическая обработка рядов морфологических показателей в популяциях проростков лебеды с целью индикации форм на ранних стадиях онтогенеза.**

Темпы эволюции нередко оказываются очень быстрыми (Агаев, 1970; Тахтаджян, 1983). Возникновение новых экотопов, не имеющих аналогов на других территориях суши, повышает возможность экотопического отбора новых форм (мутантов) с последующим закреплением признаков. Скорость эволюционных процессов связана с частотой смен поколений (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). Возможность ускоренной эволюции у однолетников отмечена М. Г. Агаевым (1970) и R. Daubenmire (1978 : 13). Элементарным субстратом эволюции считается популяция как форма существования вида. Любая популяция является гетерогенной смесью различных генотипов, характеризующих структуру вида (морфологические признаки, норму реакции), и обладает значительной изменчивостью, которая служит потенциальным сырьем для эволюционного процесса (Майр, 1974). Изменения среды вызывают резкое изменение структуры популяции, особенно заметной в изолированных ценопопуляциях, что приводит к преобразованию ее генетического состава. Но только адаптивное изменение можно считать критерием эволюции (Агаев, 1970 : 15). В прогрессивной эволюции имеют значение только такие мутации, которые дают организму известные преимущества (Шмальгаузен, 1982 : 142). Возникнув в любой локальной популяции, генетическое изменение становится материалом для естественного отбора. «Естественный отбор есть дифференциальное сохранение генотипов» (Майр, 1974 : 122) и представляет собой статистическое явление. Случайно и ненаправленно действуют популяционные волны, в результате чего концентрация редких мутаций может увеличиться (Яблоков, 1980). «Волны жизни» влияют на ускорение эволюционного процесса, особенно на границах ареала вида. Для лебеды Фомина восточное побережье Аральского моря — восточная граница ареала. На границах видовых ареалов подключается механизм генетического дрейфа, популяции подвергаются катастрофическому отбору, на периферии могут возникать макромутации с большим фенотипическим эффектом (Тахтаджян, 1983).

На осушенном дне Аральского моря есть два существенных фактора, ослабляющих действие естественного отбора — наличие свободных экологических ниш и ослабление межвидовой конкуренции в отличие от закрытых местообитаний. Фактором, закрепляющим микроэволюционные процессы, сохраняющим новую адаптивную форму, служит пространственная и временная изоляция, а также пустоши (барханные, солончаковые),[1] возникающие в результате паузы в зарастании (Курочкина, 1979), т. е. экологическая преграда может стать барьером для панмиксии, растворяющей новую форму. Экотопический отбор форм на осушенном дне идет по симпатрическому пути, дивергенция происходит под воздействием изменчивости экологических факторов в пределах видового ареала. Обособление внутри вида морфо-физиологически различающихся, экологически обусловленных форм на осушенной полосе Арала происходит по эдафическому признаку. Эдафоформы образуются под влиянием почвенно-грунтовых условий — отношения к засолению и механическому составу первичных морских грунтов.

Объектом изучения являлась однолетняя трава лебеда Фомина (*Atriplex fominii* Iljin). Это литоральный вид, описанный М. М. Ильиным (1938) с западного побережья Каспийского моря, где он встречается в прибрежной, прибойной полосе. Ильин отмечает сравнительную молодость указанного вида. Недавнее происхождение может быть засвидетельствовано продолжающимся адаптационным формообразованием вида в изменяющихся условиях среды.

Проанализируем предпосылки формообразования и возможность ускорения микроэволюционных явлений, которые изучались по показателям «морфомы» (Камелин, 1973) и экологической амплитуды вида на первичных засоленных грунтах бывшего морского дна. Изучение форм лебеды выявило такое различие ценотического уровня, как потенциальная способность к доминированию, что свидетельствует о разных жизненных стратегиях на уровне форм. Формацию лебеды Фомина мы описывали ранее (Галиева, 1984).

Приводим описание форм лебеды Фомина. Формы описаны по гербарным образцам плодоносящих экземпляров, собранных в сентябре 1985 г. на экологическом створе Баян в 10 км юго-восточнее устья Сырдарьи.

Форма 1 близка к типу, описанному Ильиным (1938), приводится его краткая морфологическая характеристика. Форма 2 имеет ряд морфологических особенностей, которые будут изложены ниже.

Форма 1 предпочитает почвогрунты легкого механического состава: в верхних горизонтах рыхлые пески или супеси. Почвы среднезасоленные, тип химизма сульфатно-хлоридный и хлоридно-сульфатный. Грунтовые воды на глубине 110—200 см, сильноминерализованные. Образует фитоценозы с проективным покрытием 70—80 %, открытые группировки или же представлен единичными экземплярами на фоне пустошей по навеянным холмам и косам. Растения 25—30 (40) см выс., ветвистые, стебель прямой; листья очередные, дл. 1.2—2 см, шир. 0.5—1 см; прицветнички двуцветные, при плодах с придатками или без них, 3—4 мм; семена светло- или темно-бурые, 2—5 мм, матовые, плоские, реже выпуклые, блестящие, коричневые, 1.5—2 мм; корень тонкий.

Форма 2 поселяется на приморских солончаках, тяжелых и средних суглинках, сильнозасоленных, тип засоления — хлоридно-сульфатный, реже сульфатно-хлоридный. Грунтовые воды на глубине 130—170 см, сильноминерализованные. Фитоценозов не образует, растения одиночные или в открытых группировках на участках первых лет осушения.

---

[1] Пустошь мы понимаем по Р. Риклефсу (1979 : 398) как «неплодородную землю с бедным растительным покровом, что связано с какими-либо физическими или химическими свойствами почвы». В уникальных условиях осушенного дна Арала мы выделяем «абсолютную пустошь» (без растительности) и «пустошь с разреженной растительностью» ($<$ 1 %).

Растения 50—80 см выс., от основания сильно ветвистые, образуют форму «перекати-поле»; листья очередные, коротко черешковые или сидячие, с мучнистым налетом с нижней стороны, продолговатые или клиновидные, заостренные или тупые, крупнозубчатые или слабоволнистые, с ушками или без них, с клиновидным основанием, дл. 2—2.5 см, шир. 0.9—1.5 см; цветки в пазухах обыкновенных или несколько уменьшенных листьев; соцветие колосовидной формы; прицветнички двуцветные, широкоромбические или веерообразные, на черешках или сидячие, с выступающими жилками, в нижней части сросшиеся, край зубчатый, без придатков, 5—10 мм дл., 5—12 мм шир., семена от светло- до темно-бурых, 2.5—3 мм, матовые плоские, реже выпуклые, блестящие, 1.5—2 мм, коричневые, расположенные в мелких (2 мм) прицветничках, корень толстый, веретенообразный, 1—1.5 см шир.

Популяции лебеды двух форм строго разграничены в пространстве и во времени, т. е. имеют различные экологические ниши, соответствующие определенному экотопу и возрасту обнажения территории. Плодоносящие экземпляры хорошо дифференцируются морфологически и не вызывают сомнений в отнесении той или иной популяции к соответствующей форме. В состоянии проростка морфологические признаки трудно уловимы. Для этой цели был предпринят анализ популяций проростков лебеды по показателям «морфомы» с последующей биометрической обработкой рядов (Удольская, 1976).

Исследования проводили в мае 1986 г. на экологических участках створа Баян. Популяции лебеды формы 1 ($Ф_1$) распространены на участке 7, входят в состав разнотравно-лебедово-климакоптерового сообщества и образуют мозаику с другими видами внутри фитоценоза: 7а — лебедово-климакоптеровый, 7б — климакоптерово-лебедовый, 7в — разнотравно-лебедово-дерезовый микроценозы. Численность лебеды в микроценозах на 1 м$^2$: 7а — 246, 7б — 212, 7в — 440 экземпляров. Популяции лебеды формы 2 ($Ф_2$) в исследованный год были найдены только на участке 9 в кустарниковом (соляноколосниково-дерезово-гребенщиковом) сообществе. Численность лебеды — 71 экз./м$^2$.

В табл. 1 приведены показатели изменчивости длины и ширины нижних сформированных листьев, отношения длины к ширине листьев, высоты растений и количества побегов.

Параметры биометрической обработки рядов выражены в принятых обозначениях: $\bar{x}$ — средняя арифметическая ряда, $\sigma$ — среднее квадратическое отклонение, $m$ — ошибка среднего арифметического. Достоверность разности между двумя средними величинами определяется по критерию Стьюдента (табл. 2):

$$t = \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}.$$

Различия между популяциями достоверны при $t \geqslant 3$. Достоверность различий между популяциями формы 1 и формы 2 доказана по показателям, приведенным в табл. 2, поскольку $t > 3$ в популяциях 7а—в по сравнению с популяцией 9 (от 7.749 до 14.444). Соответственно популяции 7а—в между собой достоверных различий не имеют, $t$ принимает значения от 0.038 до 1.630. В качестве критерия, по которому можно определить форму лебеды в популяции на стадии проростка, предлагаем отношение длины к ширине листа. Для формы 1 $A : B > 1$, соответственно для популяций 7а—в составляет $1.27 \pm 0.027$; $1.29 \pm 0.027$; $1.23 \pm 0.04$. Форма 2 имеет отношение длины к ширине листьев менее 1 и составляет $0.9 \pm 0.008$.

Дифференциация на формы происходит на ранних стадиях онтогенеза растения, что предполагает элементарную генетическую обусловленность морфологических изменений.

Образование форм, выходящих за рамки исходных видовых систем, — один из многочисленных путей видообразования, его начальный этап, предполагающий альтернативу. С одной стороны, дальнейшая дифференциация вида по эко-

## ТАБЛИЦА 1

### Изменчивость признаков в популяциях лебеды Фомина

Распределение числа растений в зависимости от длины и ширины листьев

| Популяция, участок | Длина (A), ширина (B) | Размеры листьев, см | | | | | | | | | | | | $\bar{x}$ | $\sigma$ | $m$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 0.6–0.8 | 0.9–1.1 | 1.2–1.4 | 1.5–1.7 | 1.8–2.0 | 2.1–2.3 | 2.4–2.6 | 2.7–2.9 | 3.0–3.2 | 3.3–3.5 | 3.6–3.8 | 3.9–4.1 | | | |
| Ф$_1$, уч. 7а | A | 2 | 10 | | 16 | 8 | 3 | 4 | | 2 | | | | 1.666 | 0.575 | 0.086 |
| | B | 6 | 12 | 8 | 10 | 7 | | 2 | | | | | | 1.353 | 0.462 | 0.069 |
| Ф$_1$, уч. 7б | A | | 8 | | 20 | 15 | | | | | | | | 1.593 | 0.317 | 0.048 |
| | B | | 15 | 16 | 4 | 8 | | | | | | | | 1.335 | 0.329 | 0.050 |
| Ф$_1$, уч. 7в | A | | 2 | 6 | 16 | 15 | | | | | | | | 1.638 | 0.259 | 0.041 |
| | B | | 5 | 22 | 10 | 2 | | | | | | | | 1.369 | 0.223 | 0.036 |
| Ф$_2$, уч. 9 | A | | 2 | 1 | 2 | 2 | | 8 | 3 | 14 | 6 | 2 | | 2.748 | 0.696 | 0.110 |
| | B | | 2 | | 2 | 2 | | 2 | 2 | 13 | 14 | | 3 | 2.988 | 0.721 | 0.114 |

Распределение числа растений в зависимости от соотношения длины (A) и ширины (B) листьев

| Популяция, участок | Соотношение длины и ширины листьев, A : B | | | | | | | | | $\bar{x}$ | $\sigma$ | $m$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 0.81–0.9 | 0.91–1.0 | 1.01–1.1 | 1.11–1.2 | 1.21–1.3 | 1.31–1.4 | 1.41–1.5 | 1.51–1.6 | 1.61–1.7 | | | |
| Ф$_1$, уч. 7а | | | 12 | 2 | 16 | 5 | 2 | 6 | 2 | 1.27 | 0.183 | 0.027 |
| Ф$_1$, уч. 7б | | | 8 | 7 | 8 | 8 | 4 | 8 | | 1.29 | 0.175 | 0.027 |
| Ф$_1$, уч. 7в | | | 10 | 10 | 5 | 8 | 4 | 2 | | 1.23 | 0.154 | 0.025 |
| Ф$_2$, уч. 9 | 20 | 20 | | | | | | | | 0.90 | 0.051 | 0.008 |

Распределение числа растений в зависимости от высоты особей

| Популяция, участок | Высота, см | | | | | | | | | | $\bar{x}$ | $\sigma$ | $m$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1–2 | 3–4 | 5–6 | 7–8 | 9–10 | 11–12 | 13–14 | 15–16 | 17–18 | 19–20 | | | |
| Ф$_1$, уч. 7а | 2 | | 14 | 19 | 8 | 2 | | | | | 7.144 | 2.058 | 0.307 |
| Ф$_1$, уч. 7б | 8 | | 8 | 15 | 12 | | | | | | 6.570 | 2.806 | 0.428 |
| Ф$_1$, уч. 7в | | 2 | 10 | 20 | 5 | 2 | | | | | 7.244 | 1.788 | 0.286 |
| Ф$_2$, уч. 9 | | | 4 | 3 | | | 14 | 10 | 3 | 6 | 13.950 | 4.113 | 0.650 |

Таблица 1 (*продолжение*)

**Распределение числа растений в зависимости от количества побегов**

| Популяция, участок | Количество побегов |  |  |  |  |  |  | $\bar{x}$ | σ | *m* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
|  | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |  |  |  |
| $Ф_1$, уч. 7а | 30 | 10 | 5 |  |  |  |  | 0.444 | 0.693 | 0.103 |
| $Ф_1$, уч. 7б | 28 | 3 | 12 |  |  |  |  | 0.628 | 0.900 | 0.137 |
| $Ф_1$, уч. 7в | 32 | 3 | 2 | 2 |  |  |  | 0.333 | 0.805 | 0.129 |
| $Ф_2$, уч. 9 | 4 |  | 10 | 10 | 10 | 10 | 2 | 3.304 | 1.562 | 0.230 |

ТАБЛИЦА 2

**Значение критерия Стьюдента (*t*) в сравниваемых вариантах по показателям длины (А), ширины (В) листьев, отношения (А : В), высоты особей (*h*) и количества побегов (*n*)**

| Показатель | Сравниваемые варианты |  |  |  |  |  |
|---|---|---|---|---|---|---|
|  | 7а и 7б | 7а и 7в | 7б и 7в | 7а и 9 | 7б и 9 | 7в и 9 |
| А | 0.745 | 0.293 | 0.713 | 7.749 | 9.624 | 9.455 |
| В | 0.211 | 0.205 | 0.552 | 12.270 | 13.279 | 13.542 |
| А : В | 0.038 | 1.087 | 1.630 | 13.139 | 14.444 | 12.572 |
| *h* | 1.089 | 0.238 | 1.309 | 9.468 | 9.483 | 9.443 |
| *n* | 1.073 | 0.672 | 1.568 | 11.349 | 9.996 | 11.266 |

логическим нишам ведет к расчленению его на новые виды, с другой — процесс экогенеза видов не приводит к изменениям таксономического ранга, а является лишь приспособительной реакцией на воздействие окружающей среды. Процесс видообразования завершает стабилизация биоценотических отношений (Камелин, 1973). На осушенном дне Арала роль доминанта может выполнять форма 1 — по классификации фитоценотипов Т. А. Работнова (1978) — флюктуационный эксплерент, доминантная роль которого временна и связана с ослабленной конкуренцией. Существование формы 2 связано с более жестким экологическим прессом на пионерных стадиях зарастания, жизненная стратегия вида — ассектаторная и доминулентная (Быков, 1978).

Биоценотические отношения в сообществах и группировках форм лебеды находятся на стадии становления, как и весь растительный покров осушенного дна Аральского моря.

Таким образом, дифференциация лебеды Фомина на формы в соответствии со свободными экологическими нишами на осушенном дне Аральского моря рассматривается нами как процесс ускорения микроэволюционных явлений под воздействием экотопического отбора при заселении территории новой суши.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Агаев М. Г.* Некоторые итоги исследований по экспериментальной микроэволюции (на примере аутогамных растений) // Бот. журн. 1970. Т. 55, № 1. С. 3—22. — *Быков Б. А.* Геоботаника. Алма-Ата: Наука, 1978. 288 с. — *Галиева Л. А.* К вопросу о распространении *Atriplex fominii* (*Chenopodiaceae*) // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 10. С. 1414—1416. — *Ильин М. М.* О новом прибрежнокаспийском виде лебеды *Atriplex fominii* Iljin // Сборник работ, посвященный памяти А. В. Фомина. Киев: Изд-во АН УССР, 1938. С. 45—50. — *Камелин Р. В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 354 с. — *Курочкина Л. Я.* Ботанические исследования в бассейне Аральского моря // Пробл. освоения пустынь. 1979. № 3. С. 9—17. — *Майр Э.* Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с. — *Работнов Т. А.* Фитоценология. М.: Изд-во МГУ,

1978. 384 с. — *Риклефс Р.* Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с. — *Тахтаджян А. Л.* Макроэволюционные процессы в истории растительного мира // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 12. С. 1593—1603. — *Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В.* Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с. — *Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. В., Яблоков А. В.* Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 301 с. — *Удольская Н. Л.* Введение в биометрию. Алма-Ата: Наука, 1976. 72 с. — *Шмальгаузен И. И.* Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Наука, 1982. 383 с. — *Яблоков А. В.* Фенетика. М.: Наука, 1980. 133 с. — *Daubenmire R.* Plant geography. New York: Academic press, 1978. 357 p.

Институт ботаники АН КазССР,
Алма-Ата.

Получено 22 I 1988.

УДК 582.475.2

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 3

### К. И. Исаков

# К БИОЛОГИИ *PICEA PROSTRATA* (*PINACEAE*)

## K. I. ISAKOV. ON THE BIOLOGY OF *PICEA PROSTRATA* (*PINACEAE*)

Приводятся дополнительные сведения по биологии ели стелющейся, собранные автором за 1953—1988 гг. Стланиковая форма роста сохраняется на всех высотных поясах гор и является видовым, наследственно закрепленным признаком *Picea prostrata*.

В начале 50-х годов на Северном Тянь-Шане (северный склон хр. Кунгей Алатау, в границах Казахской и Киргизской ССР) мною была обнаружена ель стелющаяся, принадлежащая к своеобразной жизненной форме — стланикам (рис. 1). Она резко отличалась от ели Шренка *Picea schrenkiana* Fisch. et Mey., выступающей основным строителем биома пояса еловых лесов шириной 700—1200 м (Быков, 1954; Выходцев, 1956; Исаков, 1959), своим ареалом, морфологическими и анатомическими признаками, способом размножения. В наиболее полном труде о еловых лесах Тянь-Шаня Б. А. Быкова (1950) о стелющейся ели ничего не говорилось.

Возникал вопрос: чем обусловлены стланиковая форма роста ели стелющейся и отсутствие ортотропных стволиков — как, скажем, у ели Шренка? Является ли стланиковая форма роста результатом крайней степени угнетения, вызванного экстремальными почвенно-климатическими условиями высокогорий, или это проявление видового (следовательно, наследственно закрепленного) признака? Тогда эти вопросы оставались неясными. Некоторые считали, что образование форм роста, переходных от древесных к кустарниковым или стланикам, — явление закономерное и универсальное на климатических границах леса, т. е. на границах зоны или пояса. Поэтому произрастающие здесь переходные жизненные формы обычно наследственно не закреплены, и при перенесении в благоприятные условия кустарники, стланики сразу или через некоторое время начинают развиваться как обычные деревья (Поплавская, 1936; Turesson, 1961; Крылова, 1964). Классический пример — *Juniperus turkestanica* Kom., у которого обе формы роста одинаково встречаются в горах Тянь-Шаня и поэтому высоко поднимаются на климатические границы поясов, что наглядно демонстрирует очень высокую пластичность можжевельника.

Поэтому обнаруженная ель первоначально была описана как новая экологическая форма *Picea schrenkiana* Fisch. et Mey., f. *prostrata* K. Isakov (Исаков, 1959). Тогда же, по совету И. В. Выходцева и впервые систематизировавшей флору Тянь-Шаня и Алая Е. В. Никитиной, нами были собраны шишки ели

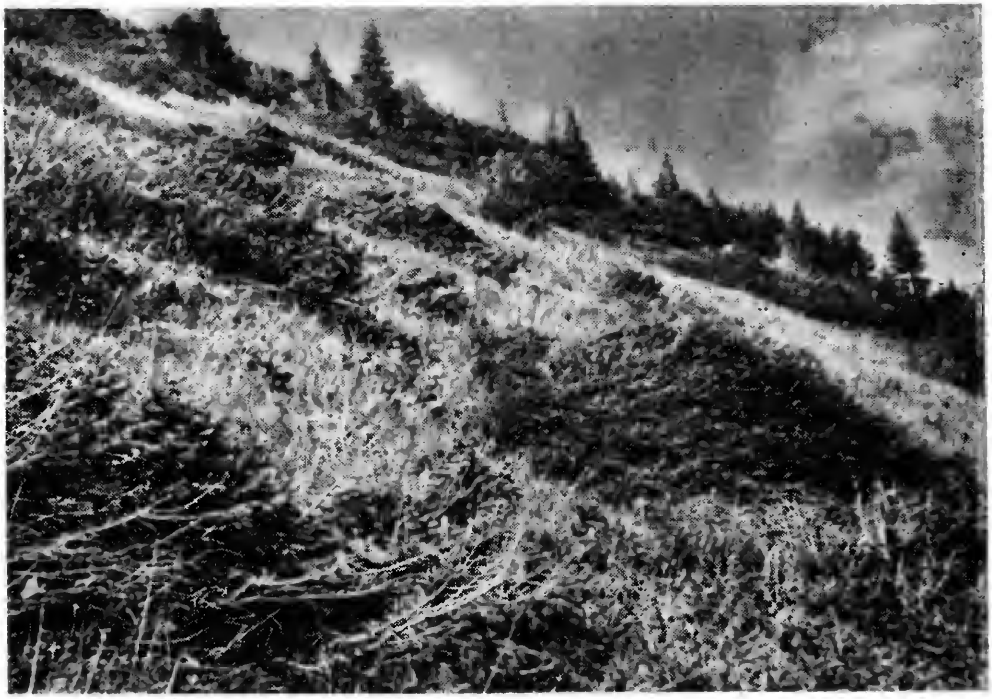


Рис. 1. Ель стелющаяся, хр. Кунгей Алатау.

На переднем плане — еловый стланик из ели стелющейся, на заднем — ель Шренка.

стелющейся, и в 1954 г. семена из них после соответствующей обработки посеяны в питомнике Кеминского лесхоза (с. Восточное Кеминского р-на Киргизской ССР). Затем 3—5-летние сеянцы были посажены в различных подпоясах пояса еловых лесов северного склона хр. Кунгей Алатау: в пределах нижней границы пояса (на высоте 1800 м над ур. м.), в средней части пояса (2200 м), в верхних его границах (2800 м) и в поясе альпийских кобрезников (3100 м) — там, где произрастают основные насаждения *Picea prostrata*.

На всех указанных вертикальных высотах гор *Picea prostrata* сохранила стланиковую жизненную форму, стелется по земле и укореняется по всей длине стволиков, многочисленных нижних ветвей придаточными корнями (рис. 2, *а*, *б*). В нижних границах пояса еловых лесов сеянцы погибли в возрасте примерно 20—30 лет. Следовательно, стланиковая форма роста является видовым, наследственно закрепленным признаком *Picea prostrata*, который сохраняется и при улучшении абиотической среды. Аналогичная закономерность наблюдается и у других хвойных пород. Так, при перенесении стелющейся сосны горной — *Pinus montana* Mill. — из высокогорья в равнинные условия она сохраняет жизненную форму стланика, т. е. эта особенность оказалась стабильной, наследственно закрепленной (Андреев, 1949; Косец, 1962). Поэтому эта ель описана как новый в науке вид — ель стелющаяся *Picea prostrata* K. Isakov (1962).

Таким образом, основные отличительные признаки нового таксона — *Picea prostrata* — как целостной системной категории, собранные и изученные почти за четыре десятилетия, таковы:

— наследственно закрепленная стланиковая форма роста, при которой образуются плотные подушки высотой всего лишь 10—110 см. Ветвление часто начинается у поверхности почвы или на высоте 6—10 см. Диаметр главного

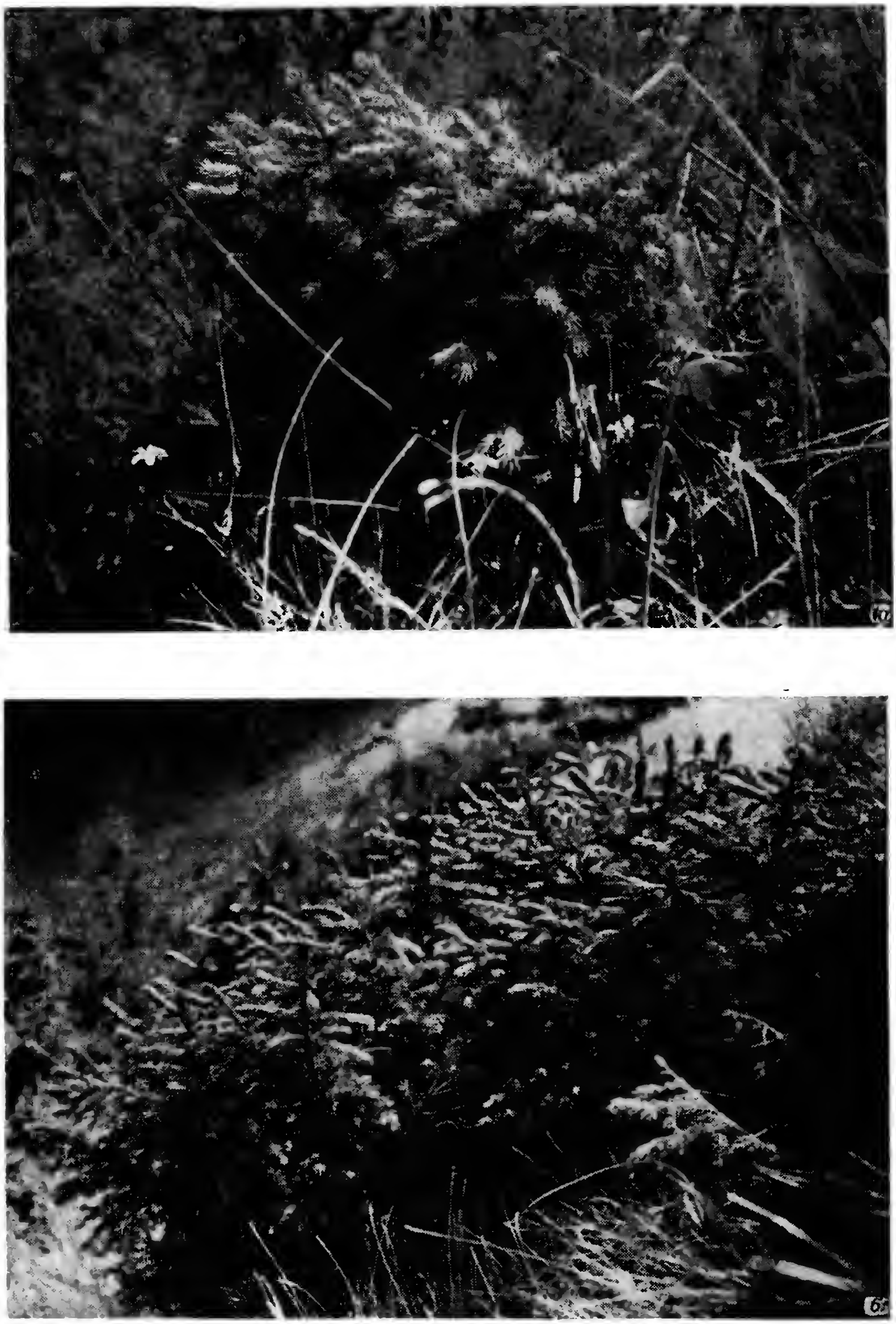


Рис. 2. Динамика роста посаженных в 1957 г. трехлетних сеянцев ели стелющейся. Средняя часть пояса еловых лесов, 2200 м над ур. м. *а* — 1962 г.; *б* — 1988 г.

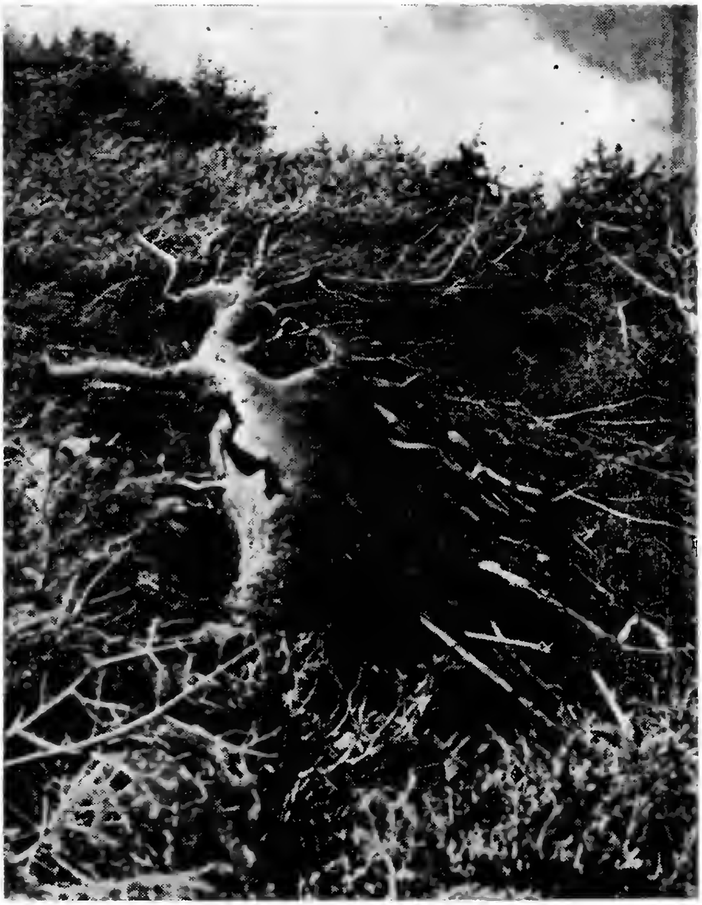


Рис. 3. Ветвление у ели стелющейся.

ствола у корневой шейки в возрасте 70—120 лет составляет в среднем от 0.5—1 до 3—5 (12) см; стволу присущ плагиотропный рост (слегка приподнята лишь верхушка), его длина от 0.3—0.4 до 12—14 (25) м; укореняется придаточными корнями по всей длине, вследствие чего стволики, ветви еще больше прижимаются к земле (рис. 3, 5);

— хвоя четырехгранная, в разрезе неправильно ромбическая, острая, дл. от 0.3 до 1.2 см, у 30—40-летних экземпляров укреплена на ветвях почти вертикально; без заметного воскового налета;

— размер шишек и чешуй, строение выступающего наружу края чешуй у елей стелющейся и Шренка резко различны: шишки у *Picea prostrata* мелкие, дл. 2—4 (6) и шир. 1—1.5 (2) см, цилиндрические, дугообразно изогнутые, темно-коричневые с фиолетовым оттенком; прикрепляются к ветви горизонтально, являясь как бы продолжением ее; семенные чешуи 10—15 мм дл. и 8—11 мм шир., яйцевидно-треугольные, спереди округлые, цельнокрайные, вогнутые внутрь, с продольными и поперечными морщинками; у раскрытых шишек семенные чешуи отстоят от оси под углом до 60°; семена серые, дл. 2—4, шир. 1—2 мм; крылья продолговато-яйцевидные, дл. 4—5 (8), шир. 3—6 мм, перепончатые, светло-коричневые;

— ель стелющаяся в отличие от ели Шренка размножается как семенами, так и вегетативным путем, последний даже превалирует. Семенное возобновление отмечается преимущественно в годы высоких урожаев. В предшествующие урожаю годы стланик бывает хорошо укрыт устойчивым снежным покровом. Количество всхожих семян, выпадающих на землю, в среднем составляет 100—120 тыс. шт./га, из них вырастает не более 50 шт./га елочек, что составляет менее 1 %. Большинство подроста подавляется в основном кобрезией *Kobresia capilliformis* Ivanova, часть семян погибает или не прорастает. Вегетативное размножение ели происходит полностью за счет укоренения главного стволика, побегов и нижних ветвей придаточными корнями, которые являются основным (если не единственным) биологическим резервом хвойных деревьев: с их помощью растения меняют форму роста или переходят от семенного возобновления к вегетативному. У *Picea prostrata* со временем материнский стволик в месте укоренения дает новые небольшие ортотропные стволики, которые, однако, вскоре начинают стелиться по земле и в свою очередь образуют придаточные корни. Впоследствии материнский стволик отмирает, а порослевые дочерние становятся самостоятельными и т. д. Возраст взрослых экземпляров *Picea prostrata* колеблется от 60 до 200 лет. Стланик со стелющейся «кроной» длиной 0.9 м при диаметре главного ствола 0.15 м имел возраст около 70 лет. Низкая температура, ветры, бедные почвы в условиях высокогорий замедляют рост ели, особенно в молодом возрасте. Так, фиксированные в 1953—1954 гг. модельные экземпляры *Picea prostrata* даже в 1988 г., спустя 35 лет, достигают всего лишь 0.4—0.6 м, т. е. не превосходят по высоте кобрезию волосовидную, среди которой они произрастают;

— от ближайшего родственника — *Picea schrenkiana* — *P. prostrata* отличается комплексом анатомических признаков (Сашина, 1964): а) горизонтальные стенки паренхимных клеток лучей у стелющейся ели оказались не сплошными гладкими с несформировавшимися порами на полях перекреста, а частовыемчатыми и пористыми, горизонтальными, с преобладанием на полях перекреста сформировавшихся пицеоидных пор; б) «Другие признаки анатомической структуры оказались еще более отличными от тех же признаков в древесине прямостоящей ели: большое количество „зубчиков“ на тангентальных стенках лучей, бедность лучей лучевыми трахеидами, позднее заложение вертикальных и горизонтальных смоляных ходов, наличие спиральных утолщений во всех поздних трахеидах и их отсутствие в ранних трахеидах. Совершенно отличен и темп изменения эпителия смоляных ходов. Все эти данные свидетельствуют в пользу видовой самостоятельности „стелющейся ели“» (Сашина, 1964 : 15);

— и, наконец, ель стелющаяся на северном склоне хр. Кунгей Алатау в пределах абсолютных высот 2900—3100 м над ур. м. формирует своеобразные геоботанические образования — еловые стланики, которым свойствен определенный набор видов растений (Исаков, 1959). Так, еловые леса Тянь-Шаня населяют до 400 видов растений, но число наиболее характерных видов формаций ели Шренка достигает 18 (Быков, 1954). В насаждениях ели стелющейся эти виды не встречаются.

Становление ели Шренка на Тянь-Шане происходило автохтонно (Краснов, 1888; Быков, 1950) и тесно связано с тургайской лесной растительностью миоцена (Быков, 1950). Становление *Picea prostrata* как вида произошло несколько позднее: «В конце плейстоцена, начале голоцена в высокогорьях некоторых хр. Тянь-Шаня сформировалась стланиковая ель» (Ролдугин, 1987 : 7).

Несмотря на разорванность ареала Чилико-Кеминским горным узлом (около 200 км), популяция ели стелющейся в целом образует довольно гомогенную и ясно очерченную видовую систему. Но в то же время она, как любой сложившийся вид, отличается и определенным полиморфизмом, обеспечивающим существование вида в суровых экологических условиях высокогорий.

*Picea prostrata* имеет две экологические формы: круговую и веерообразную. У круговой формирование кроны продолжается за счет образования боковых ветвей, стелющихся в разных направлениях и имеющих саблеобразно изогнутые

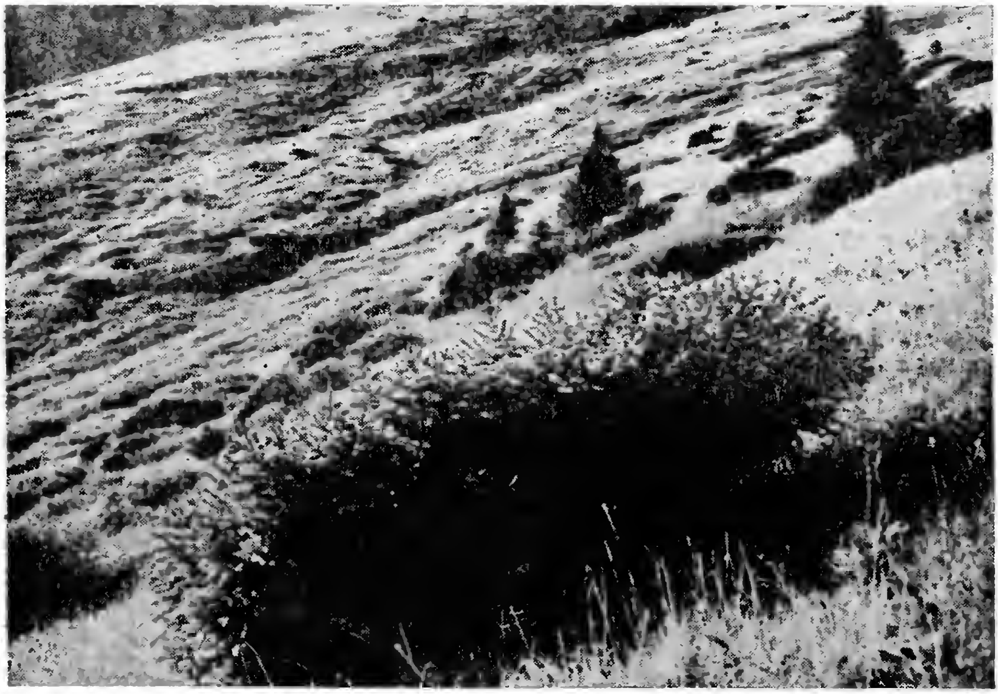


Рис. 4. Кругообразная экологическая форма ели стелющейся.

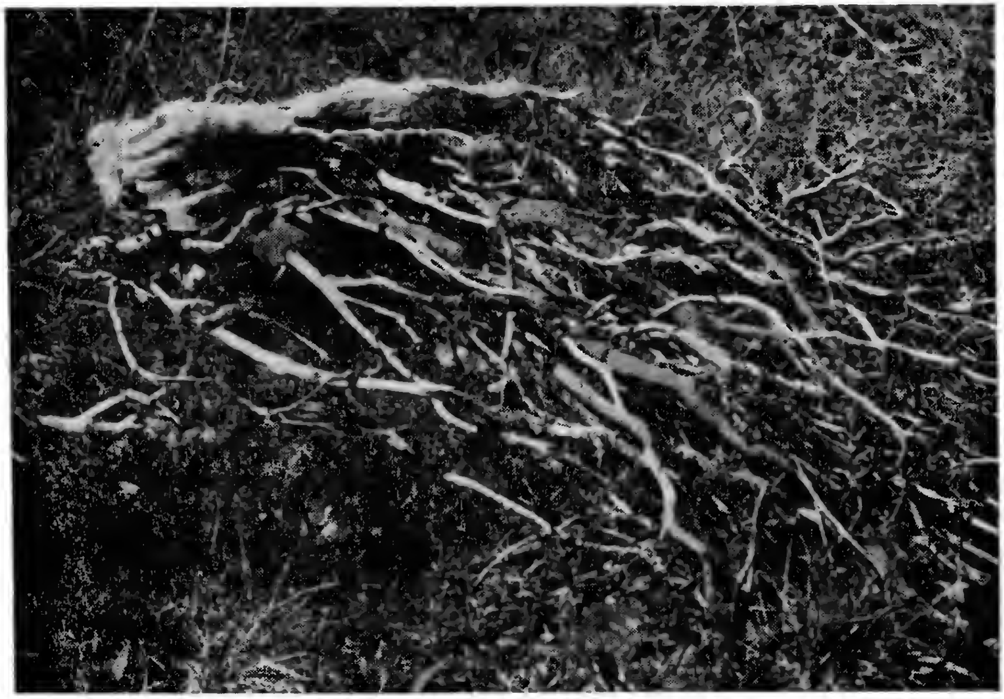


Рис. 5. Отмерший «скелет» ели стелющейся веерообразной (или флагообразной) формы.

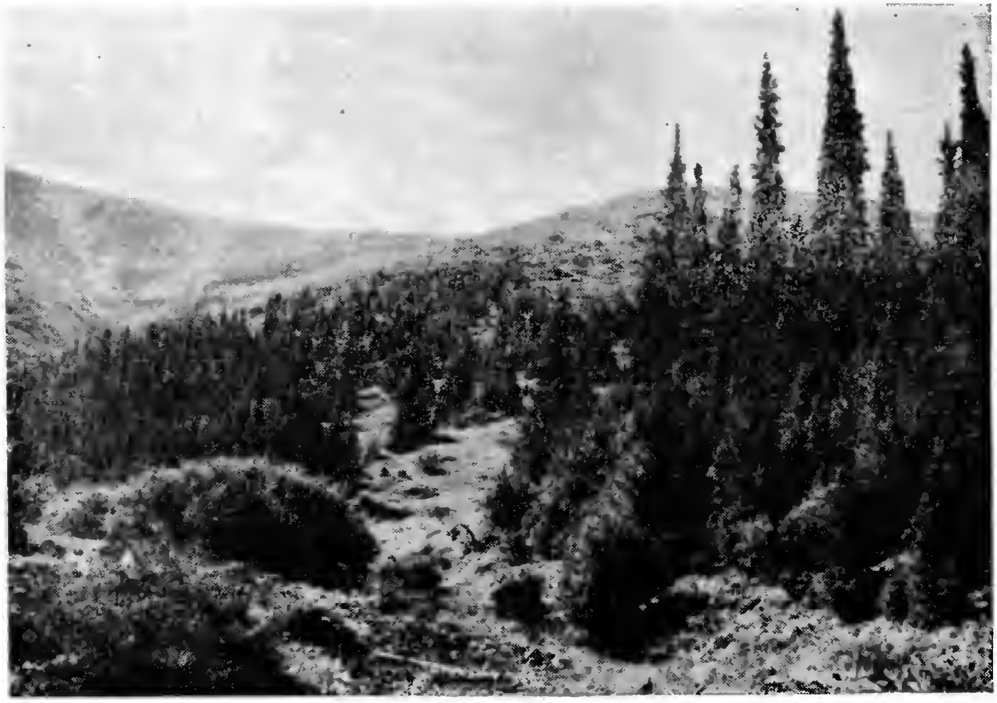


Рис. 6. Ель Шренка высотой 30—40 м и ель стелющаяся, возвышающаяся всего на 10—110 см, произрастают рядом.

Слева на переднем плане — ель стелющаяся, справа и на заднем плане — ель Шренка, а за нею — вновь насаждения ели стелющейся.

верхушки. Внешне форма кроны приближается к правильному кругу (рис. 4). Боковые ветви в длину достигают 0.9—2.5 м, образуя «крону» шириной 1—3 м. Высота такого стланика обычно не более 50—60 см. Эта форма развита по водораздельным гребням субальпийского пояса на высоте 2900—3000 м над ур. м. и местами в поясе альпийских кобрезников.

У стланика веерообразной формы с полегшим стволом боковые ветви и ствол, разрастаясь, принимают общее направление с востока на запад (рис. 5). Возникновение такой формы стланика обусловлено в первую очередь господствующими восточными и северо-восточными зимними холодными ветрами, дующими в течение продолжительного времени (более 5—6 месяцев) преимущественно в одном направлении. Стланик с полегшим стволом при наибольшей ширине кроны до 2 м иногда достигает длины 5—10 м и более, а высота его в среднем не превышает 0.8—1 м. Произрастает стланик в субальпийском и альпийском поясах по мелкоземисто-каменистым склонам на высотах 2900—3100 м над ур. м.

Почти все исследователи, изучавшие еловые леса Тянь-Шаня, естественно, в той или иной степени затрагивают и ель стелющуюся (Быков, 1960, 1985; Березин, 1967, 1970; Ролдугин, 1971, 1987; Гуриков, 1983, и др.). Но все они, как правило, *Picea prostrata* отождествляют с редколесьями, образуемыми повсеместно *Picea schrenkiana*. Это необоснованно и неверно по крайней мере по трем причинам.

Во-первых, *Picea prostrata* встречается только на северном склоне хр. Кунгей Алатау и то лишь в 3 местах: в верховьях рек Акташкоро и Тарсу (бассейн р. Чон-Кемин, Киргизская ССР) и в верховьях безымянной речки — правого притока р. Чилик (Казахская ССР). В других регионах Тянь-Шаня *Picea prostrata* не встречается.

Во-вторых, ель Шренка лишь в самых благоприятных для ее роста условиях достигает максимальной высоты (Быков, 1950, 1954; Исаков, 1959; Ган, 1970; Ролдугин, 1987). По мере приближения к верхнему пределу распространения высота ели Шренка постепенно уменьшается. Здесь существует даже определенная зависимость. Коэффициент корреляции между абсолютной высотой над уровнем моря и высотой ели, например на Северном Урале, колеблется от 0.68 до 0.94 (Крылова, Лесков, 1958). В самом верхнем климатическом поясе ель Шренка местами (Центральный, отчасти — Северный Тянь-Шань) образует криволесья из низкорослых многоствольных искривленных деревьев (ели с «юбками», с «флагом», «распростерто-вертикальная» и «распростерто-приподнимающаяся» формы и др.), но всем им присуще наличие ортотропных главных стволов высотой 3—5 м и более. Таким образом, формирование редколесий — результат вынужденной биоэкологически обусловленной, но наследственно не закрепленной формы роста деревьев в древостоях лесных насаждений (Косец, 1962).

В-третьих, стланик произрастает в субальпийском и альпийском поясах по мелкоземисто-каменистым склонам на абсолютных высотах 2900—3100 м над ур. м. Но насаждения, отдельные популяции ели или их группы местами спускаются довольно низко, почти до середины пояса еловых лесов (до 2600—2700 м над ур. м.). Поэтому очень часто мощное, «величественное дерево ель Шренка» (Быков, 1966 : 18) высотой 30—40 м и ель стелющаяся, возвышающаяся всего на 10—110 см, произрастают рядом (рис. 6).

Образцы *Picea prostrata* K. Isakov (целые растения с шишками) хранятся в Институте биологии АН КиргССР, Институте ботаники АН КазССР и Ботаническом институте АН СССР им. В. Л. Комарова.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Андреев В. Н.* Экологические исследования стелющихся форм древесных пород // Науч. зап. МолдНИИ базы АН СССР. 1949. Ч. II. С. 94. — *Березин Э. Л.* Селекционная оценка насаждений, отбор плюсовых деревьев и выделение семенных участков ели Шренка. Алма-Ата: Кайнар, 1967. С. 5—8. — *Березин Э. Л.* Видовой состав популяций ели в лесах Тянь-Шаня и Джунгарского Ала-Тау // Бот. журн. 1970. Т. 55, № 4. С. 491—497. — *Быков Б. А.* Еловые леса Тянь-Шаня, их история, особенности и типология. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1950. С. 23—26. — *Быков Б. А.* О составлении «Флоры эдификаторов» (*Picea schrenkiana*, *Artemisia incana* как эдификаторы) // Бот. журн. 1954. Т. 39, № 4. С. 550—554. — *Быков Б. А.* Доминанты растительного покрова Советского Союза. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1960. Т. 1. С. 146—155. — *Быков Б. А.* Вводный очерк флоры и растительности Казахстана // Растительный покров Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1966. Т. 1. С. 18. — *Быков Б. А.* Еловые леса Тянь-Шаня. Алма-Ата: Наука, 1985. С. 7, 125—127. — *Выходцев И. В.* Вертикальная поясность растительности в Киргизии (Тянь-Шань и Алай). М.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 27, 36—37. — *Ган П. А.* Экологические основы интродукции и лесоразведения в поясе еловых лесов Тянь-Шаня. Фрунзе: Илим, 1970. С. 78. — *Гуриков Д. Е.* Ель — краса Тянь-Шаня. Алма-Ата: Кайнар, 1983. С. 29—30. — *Исаков К. И.* Растительность бассейна реки Чон-Кемин. Фрунзе, 1959. С. 173—192, 218. — *Исаков К. И.* *Picea prostrata* K. Isakov // Флора Киргизской ССР. Фрунзе: Изд-во АН КиргССР, 1962. Т. X. С. 374—375. — *Исаков К. И.* Пастбища и сенокосы Киргизской ССР. Фрунзе: Кыргызстан, 1975. — *Косец Н. И.* О границе леса, криволесьях и стлаies в высокогорьях советских Карпат // Бот. журн. 1962. Т. 47, № 7. С. 957—969. — *Краснов А. Н.* Опыт истории развития флоры южной части Восточного Тянь-Шаня. СПб. Зап. РГО. 1888. Т. 19. С. 323—331. — *Крылова И. Л.* О закономерностях распространения некоторых жизненных форм // Бот. журн. 1964. Т. 49, № 9. С. 1245. — *Крылова И. Л.*, *Лесков Н. Д.* Связь между ростом ели и высотой над уровнем моря на Северном Урале // Тр. Уральск. лесотехн. ин-та. 1959. Т. 5. С. 61—63. — *Поплавская Г. И.* К экспериментальному изучению систематики крымского бука // Тр. Лен. о-ва естествоиспыт. 1936. Т. 65, вып. 3. С. 353—369.— *Родин Л. Е.* Материалы к познанию лесов Тянь-Шаня. Ельники Кетмень-Тау // Изв. геогр. о-ва. 1934. Т. 66, вып. 1. С. 126. — *Ролдугин И. И.* Еловый стланик Северо-Восточного Тянь-Шаня // Изв. АН КазССР. 1971. № 2. С. 13—21. — *Ролдугин И. И.* Ельники Северного Тянь-Шаня, закономерности их динамики и восстановление: Автореф. дис. . . .

д-ра биол. наук. Новосибирск, 1987. С. 7. — *Сашина Г. С.* Особенности формирования ели Шренка в связи с условиями произрастания: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Фрунзе, 1964. С. 14—15. — *Флора* Казахстана. Алма-Ата. 1956. Т. 1. С. 66. — *Флора* Киргизской ССР. Фрунзе, 1952. Т. 1. С. 51—52. — *Флора* СССР. Л., 1934. Т. 1. С. 147. — *Turesson G.* Habitat modifications in some widespread plant species // Bot. notiser. 1961. Vol. 114, N 4. P. 435—452.

Казахский научно-исследовательский
институт кормопроизводства
и пастбищ.

Получено 30 XI 1988.

---

УДК 581.55 : 582.623.2 (571.651)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 3

**Н. А. Секретарева**

# ХАРАКТЕРИСТИКА АССОЦИАЦИЙ КУСТАРНИКОВЫХ ИВ ЛУГОВОГО ТИПА (ВОСТОК ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА)

## N. A. SEKRETAREVA. THE CHARACTERISTICS OF SHRUBBY WILLOW ASSOCIATIONS OF MEADOW TYPE (THE EAST OF THE CHUKOTKA PENINSULA)

Дана характеристика 3 ассоциаций сообществ кустарниковых ив, имеющих широкое распространение в наиболее благоприятных местообитаниях. По флористическому составу данные ассоциации относятся к группе луговых ивняков.

В предыдущей статье (Секретарева, 1989) было проведено выделение ассоциаций сообществ кустарниковых ив по флористическим критериям. Из 9 ассоциаций в наиболее благоприятных местообитаниях широко распространены сообщества 3 ассоциаций — Chamerio latifolii—Salicetum alaxensis, Solidagino compactae—Salicetum lanatae—alaxensis, Rubo arctici—Salicetum pulchrae (см. таблицу). По флористическому составу их можно отнести к группе луговых ивняков. Все они характеризуются отсутствием группы видов, характерных для переувлажненных почв (Секретарева, 1989). Основной для них является диагностическая группа Solidago compacta, в которую входят виды, произрастающие в умеренно увлажненных местообитаниях и господствующие на лугах, луговинах и в луговинных тундрах. В зависимости от характера субстрата и кислотности почв луговые ивняки между собой разделяются группами Rubus arcticus и Chamerion latifolium (Секретарева, 1989).

Сообщества данных ассоциаций приурочены к наиболее благоприятным местообитаниям для произрастания кустарниковых ив. Они занимают хорошо дренированные и умеренно, но достаточно увлажненные (особенно в весенний период) местообитания. Зимой в таких местах устанавливается мощный снежный покров, быстро стаивающий весной. Основные местоположения, которые занимают данные сообщества — поймы рек, бровки речных и нагорных террас, берега ручьев и озер, временные водотоки на склонах сопок и их шлейфах, широкие депрессии по южным склонам сопок и седловинам.

Верхний кустарниковый ярус этих сообществ высотой от 0.5 до 2.5 м имеет высокую сомкнутость (60—100 %). В нижнем ярусе господствуют травы, среди которых преобладает разнотравье, реже содоминируют злаки. Моховой покров чаще всего выражен слабо, а при значительном покрытии (до 90 %) имеет небольшую мощность. Мхи представлены главным образом видами из родов *Brachy-*

*thecium*, *Bryum*, *Mnium*, а также *Drepanocladus uncinatus*,[1] типично тундровые виды отсутствуют или малообильны.

**Ассоциация Chamerio latifolii—Salicetum alaxensis ass. nov.** (таблица, А).

Сообщества данной ассоциации приурочены исключительно к поймам горных рек и ручьев и представляют собой начальные стадии формирования кустарниковых сообществ прирусловой части галечных пойм.

Верхний ярус высотой от 1.5 до 2.5 м слагает *Salix alaxensis*, которая образует среднесомкнутые сообщества (60—80 %).

В нижнем травяном ярусе господствуют виды, предпочитающие селиться на незадернованных субстратах, доминируют *Chamerion latifolium* и эрозиофил *Artemisia tilesii*, обильны также *Leymus interior*, *Aster sibiricus*. Со значительным постоянством присутствуют *Cerastium jenisejense*, *Erigeron humilis*, *Trisetum spicatum*, *Bromus pumpellianus*, *Wilhelmsia physodes*. Растения умеренно увлажненных и отчасти сырых тундровых луговин и лугов встречаются достаточно регулярно, но, как правило, с небольшим обилием: *Solidago compacta*, *Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi*, *Poa arctica*, *Anemone richardsonii*, *Polemonium acutiflorum* и др. Обилие и встречаемость этих видов тесно связаны со стадией формирования кустарникового сообщества. На первых стадиях поселения кустарников роль этих видов крайне мала, но по мере становления сообщества их доля в растительном покрове увеличивается. Из-за малой задернованности субстрата со значительным постоянством отмечаются *Polygonum viviparum* и *Parnassia kotzebuei*, встречаемость которых в более зрелых сообществах резко падает, как и многих видов растений, поселяющихся на свежих речных отложениях.

От сомкнутости кустарникового яруса зависит распределение растений нижних ярусов. Так, под кроной кустарников в основном сосредоточены растения, характерные для тундровых луговин и лугов, и куртины мхов *Drepanocladus uncinatus*, *Brachythecium groenlandicum*, *Climacium dendroides*, попадаются и лишайники — *Cetraria islandica*, *Peltigera malacea*, *P. polydactyla*, *P. rufescens*. На песчано-галечных открытых участках обильнее представлены растения речных аллювиев, а из мхов встречаются *Ceratodon purpureus*, *Distichium capillaceum*, *Ditrichum flexicaule*, *Polytrichum fragile*, *Racomitrium canescens*, из лишайников — *Cladonia pyxidata*. На сырых галечниках и вдоль ручьев встречаются и влаголюбивые мхи *Campylium stellatum*, *Philonotis tomentella*, изредка обильны *Aulacomnium palustre*, *Mnium pseudopunctatum*.

**Ассоциация Solidagino compactae—Salicetum lanatae—alaxensis ass. nov.** (таблица, В).

В зависимости от местоположения во флористическом составе сообществ имеются некоторые различия, что нашло отражение в выделении субассоциаций Trisetetosum spicati и typicum.

**Субассоциация Trisetetosum spicati subass. nov.** (таблица, В, а).

Сообщества, входящие в данную субассоциацию, чаще всего встречаются в поймах крупных рек, где галечные отложения значительно перекрываются песчаными наносами, но нередки и по бровкам нагорных террас, попадаются и вдоль водотоков на склонах сопок.

В верхнем ярусе здесь господствует *Salix alaxensis*. В нижнем травяном ярусе значительно еще участие видов, характерных для свежих речных отложений: *Trisetum spicatum*, *Aster sibiricus*, *Bromus pumpellianus*, *Chamerion latifolium* и другие, что сближает эти сообщества с предыдущей ассоциацией. Однако доминируют в сообществах уже мезофильные растения, характерные для тундро-

---

[1] Латинские названия мхов приводятся по «Определителю листостебельных мхов Арктики СССР» (1961), лишайников — по работе И. И. Макаровой и А. Е. Катенина (1979), сосудистых растений — по «Обзору географического распространения. . .» (Юрцев и др., 1979а, б) и «Арктической флоре СССР» (1980, 1984, 1986, 1987).

**Характеристика ассоциаций Chamerio latifolii—Salicetum alaxensis, Solidagino**

| Ассоциации | Chamerio latifolii—Salicetum alaxensis (A) | | | | | | | | | | Solidagino compactae—Salicetum | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Субассоциации | typicum | | | | | | | | | | Trisetetosum spicati (a) | | | | | typicum (b) | | | | |
| Варианты | | | | | | | | | | | | | | | | молодой | | | | |
| Номера описаний | 28<br>Я | 60<br>Я | 43*<br>Я | 78<br>Пе | 12<br>Пе | 49<br>Пе | 10<br>Пе | 3<br>Пе | 4<br>Пе | 36<br>Я | 88<br>Пе | 112<br>Ге | 6<br>Пе | 7*<br>Пе | 50<br>Я | 25<br>Пе | 35<br>Пе | 30<br>Пе | 77<br>Пе | 41<br>Пе |
| **Проективное** | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Кустарники | 75 | 60 | 70 | 65 | 75 | 85 | 65 | 80 | 75 | 95 | 75 | 75 | 85 | 90 | 90 | 100 | 90 | 90 | 95 | 100 |
| Кустарнички | 5 | 5 | + | 5 | + | + | + | — | 5 | + | — | — | + | — | 5 | + | — | — | + | 5 |
| Злаки | + | 5 | 5 | 15 | 20 | 2 | 10 | 25 | 10 | + | 7 | 10 | 25 | 3 | 5 | + | 10 | 3 | 10 | 5 |
| Осоковидные | + | + | + | 5 | + | + | + | — | 5 | — | — | 3 | 2 | + | + | + | + | — | + | — |
| Разнотравье | 30 | 70 | 80 | 70 | 30 | 40 | 55 | 75 | 70 | 85 | 85 | 30 | 75 | 50 | 85 | 20 | 70 | 25 | 85 | 20 |
| Мхи | 50 | 25 | 65 | 65 | 50 | 100 | 45 | 80 | 75 | 20 | + | 90 | 80 | 65 | 100 | 10 | + | 3 | + | 5 |
| Лишайники | — | — | — | 10 | + | — | 2 | + | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Общее число видов цветковых | 20 | 21 | 25 | 32 | 33 | 29 | 22 | 16 | 30 | 20 | 22 | 23 | 21 | 22 | 25 | 24 | 22 | 19 | 28 | 24 |
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 |
| **Дифференцирующие виды ассоциации** | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Chamerion latifolium* | 2 | 4 | 4 | 3 | 2 | 3 | 3 | 4 | 2 | 3 | · | · | · | + | + | · | · | r | r | · |
| *Polygonum viviparum* | 1 | + | + | 1 | · | 1 | r | + | + | r | | + | · | · | + | · | r | · | · | r |
| *Parnassia kotzebuei* | 1 | + | + | 1 | + | + | + | · | · | · | · | + | · | · | · | r | · | + | · | · |
| *Festuca altaica* | · | + | r | + | + | · | + | · | + | r | · | · | · | r | r | · | · | · | r | · |
| *Cerastium jenisejense* | · | + | · | + | + | + | 1 | r | r | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · |
| *Leymus interior* | | · | 1 | 1 | + | · | r | 2 | 1 | · | · | · | + | · | · | · | · | · | · | · |
| *Erigeron humilis* | · | + | r | 1 | · | · | · | r | r | + | · | · | · | · | · | · | · | · | r | · |
| **Дифференцирующие виды ассоциации Chamerio latifolii—** | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Salix alaxensis* | 5 | 4 | 4 | 4 | 4 | 5 | 4 | 5 | 4 | 4 | 4 | 5 | 5 | 5 | 5 | 2 | 2 | 1 | 3 | · |
| *Trisetum spicatum* | · | · | r | + | + | + | + | + | r | · | 1 | + | r | 1 | r | r | + | · | · | · |
| *Aster sibiricus* | 1 | + | 1 | 2 | + | · | · | + | + | · | · | + | + | + | + | · | · | · | · | · |
| *Bromus pumpellianus* | · | · | · | 1 | 1 | · | · | r | + | · | · | · | 1 | + | · | · | · | · | r | · |
| **Дифференцирующие виды ассоциации Solidagino** | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Salix lanata* subsp. *richardsonii* | + | · | | | | · | · | · | · | 2 | + | | | | | 5 | 5 | 4 | 3 | 5 |
| *Thalictrum alpinum* | · | + | | | | | · | · | r | · | · | r | · | r | 1 | r | r | | | + |
| **Дифференцирующие виды ассоциации** | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Salix pulchra* | · | · | | · | · | · | · | · | · | · | · | r | · | · | · | 1 | · | 2 | 1 | r |
| *Rubus arcticus* | + | · | | · | + | · | · | · | · | · | 1 | · | · | · | · | + | + | · | · | · |
| *Viola epipsiloides* | · | · | | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | r | + | · | · | · |
| *Galium boreale* | · | · | | · | + | · | · | · | + | 1 | 1 | · | 2 | + | · | · | r | + | · | · |
| *Calamagrostis purpurea* | · | · | | · | · | · | · | · | · | · | r | + | · | · | · | · | · | · | · | · |
| *Chamerion angustifolium* | · | · | | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · |
| *Equisetum sylvaticum* | · | · | | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · |
| **Прочие виды** | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *Artemisia tilesii* | + | · | 1 | 2 | 2 | + | 1 | + | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 2 | 2 | 1 | 2 | + | 2 | + |
| *A. arctica* subsp. *ehrendorferi* | · | r | + | r | r | + | + | + | 1 | + | 2 | · | 2 | 2 | 1 | r | + | + | 2 | r |
| *Solidago compacta* | · | · | r | + | 1 | r | · | + | 1 | 1 | 2 | + | + | + | + | + | 2 | 2 | + | + |
| *Anemone richardsonii* | r | · | · | r | · | + | · | · | 2 | 2 | + | r | 1 | · | 3 | 1 | + | · | 2 | + |
| *Polemonium acutiflorum* | 1 | · | r | · | r | · | + | · | 1 | + | r | r | 2 | 1 | 1 | · | · | + | 1 | + |
| *Aconitum delphinifolium* subsp. *paradoxum* | · | · | · | · | r | r | · | · | + | 1 | 2 | + | 1 | + | + | + | 2 | + | 1 | r |

compactae—Salicetum lanatae—alaxensis, Rubo arctici—Salicetum pulchrae

| lanatae—alaxensis (B) | | | | | | | | | | Rubo arctici—Salicetum pulchrae (C) | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| typicum (b) | | | | | | | | | | typicum | | | | | | | | | | | | | | |
| типичный | | | | | влажный | | | | | молодой | | | | | типичный | | | | | | | | | |
| 76 Пе | 22* Я | 35 Я | 10 Я | 19 Я | 64 Я | 84 Пе | 66 Пе | 70 Пе | 46 Пу | 22 Ги | 29 Пе | 58 Пе | 89 Пе | 110 Пе | 14* Ги | 41 Ги | 102 Ге | 104 Ге | 103 Ге | | | | | |
| покрытие, % | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | Постоянство | | | | |
| 90 | 95 | 75 | 95 | 95 | 95 | 95 | 90 | 95 | 95 | 95 | 70 | 95 | 80 | 90 | 75 | 90 | 70 | 85 | 85 | | | | | |
| + | + | 5 | 2 | + | — | — | 10 | — | — | — | — | — | — | — | + | — | — | + | — | | | | | |
| + | 3 | 5 | 5 | 10 | — | + | 15 | 10 | 30 | 10 | 30 | 3 | 20 | 50 | 5 | 3 | 2 | — | + | | | | | |
| 5 | + | + | 10 | + | — | — | — | — | — | — | 5 | + | + | + | — | 2 | 5 | + | + | | | | | |
| 90 | 80 | 90 | 80 | 85 | 80 | 95 | 90 | 20 | 60 | 80 | 90 | 50 | 95 | 75 | 85 | 45 | 90 | 80 | 95 | | | | | |
| 45 | 45 | 60 | 50 | 25 | 60 | 25 | 60 | 75 | 75 | 5 | 5 | 2 | + | 5 | 60 | 60 | 80 | 85 | 90 | | | | | |
| — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | | | | | |
| 24 | 24 | 25 | 24 | 20 | 11 | 18 | 23 | 11 | 23 | 15 | 20 | 17 | 18 | 19 | 20 | 24 | 18 | 18 | 19 | A | B | a | b | C |
| 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 37 | 38 | 39 | 40 | 41 | 42 | 43 | 44 | 45 | 46 |
| Chamerio latifolii—Salicetum alaxensis | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| + | | · | | | | · | · | · | · | · | r | | · | · | · | r | | | | V | II | II | I | I |
| · | · | r | | · | | · | r | · | · | · | · | | · | · | · | · | | | | V | II | II | II | — |
| · | + | · | | r | | · | r | · | r | · | · | | · | · | · | · | | | | IV | II | I | II | — |
| · | r | r | | · | | | · | · | · | · | · | | · | + | 1 | r | | | | IV | II | II | I | II |
| r | · | · | | | | | | | | · | r | | · | · | · | · | | | | IV | I | — | I | I |
| · | | | | | | | | | | · | · | | · | · | · | | | | | III | I | I | — | — |
| · | | | | | | | | | | · | · | | · | · | · | | | | | III | I | — | I | — |
| Salicetum alaxensis и субассоциации Triseletosum spicati | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| · | · | | | · | | | · | · | · | · | · | · | · | · | · | | | | · | V | III | V | II | — |
| r | r | | | | | | + | · | · | · | · | · | · | · | · | | | | · | IV | III | V | II | — |
| · | · | | | · | | | · | | · | · | · | · | · | · | · | | | | · | IV | I | IV | — | — |
| · | · | | | · | | | · | | · | · | 2 | · | · | · | · | | | | · | II | I | II | — | I |
| compactae—Salicetum lanatae—alaxensis | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | | · | | 1 | · | | | | | · | I | IV | I | V | I |
| 1 | + | + | + | + | + | · | + | · | r | | | | | · | · | r | · | + | · | I | IV | III | IV | I |
| Rubo arctici—Salicetum pulchrae | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| · | | · | | · | | | · | | · | 5 | 4 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 4 | 5 | 5 | — | II | I | II | V |
| · | | · | | · | | | · | | · | 1 | · | 2 | + | 1 | 1 | + | 2 | + | 1 | I | I | I | I | V |
| · | | · | · | · | | | · | | · | 1 | 1 | 2 | + | · | + | r | + | · | 1 | — | I | — | I | IV |
| · | | 2 | · | · | | | · | | 1 | · | 2 | + | + | 1 | 1 | 2 | · | · | · | II | II | III | II | III |
| · | | · | | · | | | · | | · | · | · | + | 1 | · | · | · | r | · | + | — | I | II | — | II |
| · | | | | | | | · | | · | · | · | · | · | 4 | 2 | · | · | · | · | — | — | — | — | I |
| · | | | | | | | · | | · | · | · | · | · | · | · | · | · | 2 | 2 | — | — | — | — | I |
| цветковых | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 2 | 1 | + | + | 2 | · | 2 | r | · | r | · | 3 | + | 3 | · | · | 1 | 1 | · | r | V | V | V | V | III |
| 1 | + | 1 | + | + | · | · | r | r | · | 3 | + | + | · | + | 2 | 2 | 3 | 2 | 3 | V | IV | IV | IV | V |
| 2 | 3 | 3 | + | + | + | · | + | · | 1 | 2 | 3 | · | 1 | + | 2 | 2 | 3 | 2 | + | IV | V | V | V | V |
| + | + | + | 1 | 3 | + | + | 2 | + | 2 | 2 | + | · | + | · | 2 | + | + | 1 | + | III | V | IV | V | IV |
| + | r | · | + | 2 | 1 | 2 | 1 | · | + | 2 | · | · | + | · | + | r | + | + | + | III | IV | V | IV | IV |
| 2 | + | | + | r | 1 | 1 | · | r | r | · | + | 1 | + | 1 | + | 1 | + | 1 | + | II | V | V | V | V |

| Ассоциации | Chamerio latifolii–Salicetum alaxensis (A) | | | | | | | | | | Solidagino compactae–Salicetum | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Субассоциации | typicum | | | | | | | | | | Trisetetosum spicati (a) | | | | | typicum (b) | | | | |
| Варианты | | | | | | | | | | | | | | | | молодой | | | | |
| Номера описаний | 28<br>Я | 60<br>Я | 43*<br>Я | 78<br>Пе | 12<br>Пе | 49<br>Пе | 10<br>Пе | 3<br>Пе | 4<br>Пе | 36<br>Я | 88<br>Пе | 112<br>Ге | 6<br>Пе | 7*<br>Пе | 50<br>Я | 25<br>Пе | 35<br>Пе | 30<br>Пе | 77<br>Пе | 41<br>Пе |
| *Arctagrostis arundinacea* | + | · | · | + | · | + | r | · | · | · | 1 | + | 2 | · | 1 | + | 2 | + | 2 | 1 |
| *Valeriana capitata* | · | · | · | · | r | + | · | r | + | · | + | 1 | 2 | 1 | + | · | r | 1 | 1 | · |
| *Saxifraga nelsoniana* | · | · | · | · | r | 1 | + | · | · | · | + | · | 2 | + | · | + | + | + | + | · |
| *Carex podocarpa* | + | · | · | · | + | + | · | · | 1 | · | · | + | + | + | + | r | + | · | + | · |
| *Pedicularis capitata* | · | · | + | + | + | + | · | · | r | · | r | · | · | · | r | · | r | · | · | · |
| *Wilhelmsia physodes* | · | + | + | · | · | 1 | + | · | · | + | · | r | r | · | · | + | + | 1 | 2 | + |
| *Equisetum arvense* subsp. *borealis* | · | · | · | · | · | · | | · | · | · | · | · | · | · | r | 1 | 2 | + | 2 | 2 |
| *Dodecatheon frigidum* | · | · | r | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | 2 | r | · | + | + | · |
| *Poa arctica* | · | · | · | + | 2 | + | 1 | + | 1 | · | · | + | 1 | 1 | + | · | · | · | + | + |
| *Rhodiola atropurpurea* | · | · | · | · | · | r | + | + | 2 | + | · | + | · | · | + | r | 1 | + | + | · |
| *Pentaphylloides fruticosa* | · | · | · | + | · | r | · | · | r | · | + | · | · | · | · | · | · | + | r | r |
| *Salix reticulata* | + | + | · | + | · | r | · | · | + | · | · | r | · | · | 1 | r | · | · | + | + |
| *Anemone parviflora* | + | + | + | r | · | · | · | · | r | + | r | · | · | · | · | · | r | · | r | r |
| *Petasites frigidus* | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | + | · | r | · | · | r |
| *Cardamine pratensis* | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | + | · | · | · | · | + |
| *Saxifraga hirculus* | · | · | · | · | · | 1 | · | · | · | · | · | · | · | · | · | | · | · | · | r |
| *Cardamine hyperborea* | · | · | r | · | · | · | r | · | r | r | · | · | r | + | · | · | · | · | · | · |
| *Salix chamissonis* | · | · | · | · | · | + | r | · | · | · | · | · | · | · | · | r | | · | + | + |
| *Angelica gmelinii* | · | · | · | · | + | · | · | · | · | · | 1 | · | · | + | · | + | | · | + | · |
| *Draba juvenilis* | · | · | + | · | · | · | r | · | · | + | · | · | · | + | · | · | | · | · | · |
| *Luzula multiflora* subsp. *kjellmaniana* | · | · | r | + | r | + | + | · | · | · | · | r | · | · | · | · | | · | · | · |
| *Arctous erythrocarpa* | | + | r | · | + | | | | | | | | | | | | | · | r | r |

### Мхи

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Drepanocladus uncinatus* | 2 | 2 | 1 | 2 | 3 | · | 2 | 2 | 2 | 1 | + | 3 | 3 | 2 | 2 | + | + | 1 | + | 1 |
| *Brachythecium* sp. | · | 2 | · | · | + | · | · | 2 | 2 | · | · | 2 | 2 | · | · | · | + | + | + | + |
| *B. groenlandicum* | · | · | 2 | 1 | · | · | 2 | · | · | · | · | · | · | · | 2 | · | · | · | · | · |
| *B. turgidum* | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | 1 | · | · | · | + |
| *B. salebrosum* | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · |
| *Climacium dendroides* | · | + | + | · | 1 | + | · | · | · | · | · | · | · | + | 1 | · | · | · | · | · |
| *Bryum* sp. | + | + | + | + | · | + | + | | · | · | · | + | · | · | + | · | · | · | · | · |
| *Mnium* sp. | · | · | · | · | + | · | · | | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · |
| *M. rugicum* | + | · | · | · | · | · | · | | · | · | | · | · | · | 2 | · | · | · | · | · |
| *M. pseudopunctatum* | · | · | · | · | · | 3 | · | | | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · |
| *Campylium stellatum* | · | 1 | 1 | 1 | · | 2 | · | | | 1 | · | · | · | · | · | + | · | · | · | · |
| *C. protensum* | · | · | · | · | · | · | · | | | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · |
| *Hypnum lindbergii* | 1 | · | + | · | · | · | · | | | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · |
| *H. bambergeri* | · | · | · | · | · | · | · | | | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · |
| *Rhytidiadelphus triquetrus* | · | · | · | · | + | · | · | | | · | · | · | + | 1 | · | · | · | · | · | · |
| *Aulacomnium palustre* | · | · | · | + | · | 2 | · | | | · | · | · | · | · | + | · | · | · | · | · |
| *Tomenthypnum nitens* | · | · | · | 2 | · | · | · | | | · | · | · | · | · | 1 | · | · | · | · | · |
| *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* | · | · | · | + | + | · | · | | | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · |
| *Distichium capillaceum* | · | · | + | · | · | · | · | · | · | + | · | · | · | · | · | + | · | · | · | + |
| *Ditrichum flexicaule* | + | · | + | · | · | · | + | · | · | + | · | · | · | · | · | · | · | · | · | + |
| *Polytrichum fragile* | · | · | · | + | · | + | · | · | · | · | · | + | · | · | · | · | · | · | · | · |
| *Racomitrium canescens* | · | · | · | + | · | · | + | · | · | · | · | + | · | · | · | · | · | · | · | · |
| *Ceratodon purpureus* | · | · | + | · | · | · | + | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · |
| *Philonotis tomentella* | + | · | · | + | · | + | + | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · |
| *Bryoerythrophyllum recurvirostre* | · | · | + | · | · | · | · | · | · | + | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · |

*Продолжение*

| lanatae–alaxensis (B) | | | | | | | | | | Rubo arctici–Salicetum pulchrae (C) | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| typicum (b) | | | | | | | | | | typicum | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| типичный | | | | | влажный | | | | | молодой | | | | | типичный | | | | | | | | | | | | | | |
| 76 Пе | 22* Я | 35 Я | 10 Я | 19 Я | 64 Я | 84 Пе | 66 Пе | 70 Пе | 46 Пу | 22 Ги | 29 Пе | 58 Пе | 89 Пе | 110 Пе | 14* Ги | 41 Ги | 102 Ге | 104 Ге | 103 Ге | | | | | | | | | | |
| + | + | 1 | 1 | 2 | · | + | 2 | 2 | 3 | 2 | 2 | · | 2 | 3 | · | + | + | · | · | II | V | IV | V | III | | | | | |
| 1 | + | 2 | + | r | + | · | · | · | 2 | 2 | 1 | + | · | · | + | + | + | 1 | + | II | IV | V | IV | IV | | | | | |
| + | 1 | + | + | + | + | + | 1 | 2 | 1 | · | + | 2 | + | r | r | + | · | + | · | II | V | III | V | IV | | | | | |
| 1 | + | + | 2 | r | · | · | · | · | · | · | 1 | r | r | + | · | + | · | r | r | II | III | IV | III | IV | | | | | |
| + | · | + | + | · | · | · | · | 1 | r | + | · | · | · | r | + | r | + | + | + | III | II | II | II | IV | | | | | |
| · | 2 | · | 3 | 2 | · | 2 | 3 | · | r | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | III | IV | II | IV | — | | | | | |
| · | + | + | + | 1 | 3 | 2 | + | · | + | · | + | 1 | + | · | r | r | + | · | · | — | IV | I | V | III | | | | | |
| 1 | + | 1 | 2 | + | · | · | · | · | + | · | · | · | · | · | · | + | + | + | + | I | III | I | III | II | | | | | |
| · | · | | · | · | · | + | 1 | + | · | · | · | + | · | · | · | r | · | · | · | III | III | IV | II | I | | | | | |
| + | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | + | · | r | · | · | · | + | + | + | III | II | II | II | III | | | | | |
| + | + | + | r | r | · | · | + | · | · | · | + | · | · | · | · | · | · | · | r | II | III | I | III | I | | | | | |
| r | r | + | r | r | · | · | + | r | r | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | III | IV | II | IV | — | | | | | |
| · | + | + | + | · | · | · | r | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | III | II | I | III | — | | | | | |
| · | · | · | 1 | 2 | 2 | 2 | 3 | 1 | 1 | · | · | · | · | · | · | · | + | 2 | 3 | — | III | I | III | II | | | | | |
| · | · | · | · | · | + | + | + | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | — | II | I | II | — | | | | | |
| · | · | · | · | · | · | r | r | + | + | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | I | II | — | II | — | | | | | |
| · | · | · | · | · | · | r | · | · | r | r | · | · | · | · | r | · | · | · | · | II | I | II | I | I | | | | | |
| · | · | r | r | r | · | · | 1 | · | · | · | · | · | · | · | r | · | · | · | · | I | II | — | III | I | | | | | |
| · | · | · | · | · | · | 1 | · | · | · | · | · | · | 1 | · | · | · | · | · | · | I | II | II | I | I | | | | | |
| · | · | · | + | · | · | · | · | · | r | · | · | · | · | · | r | r | · | · | · | II | I | I | I | I | | | | | |
| · | · | | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | r | III | I | I | — | I | | | | | |
| · | r | + | r | · | · | | | | · | · | · | · | · | · | | | | | | II | II | — | II | — | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | Мхи | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 2 | + | 3 | 2 | · | · | + | + | 3 | · | + | + | + | + | + | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | | | | | | | | | | |
| · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | + | + | · | + | + | 1 | 2 | 2 | 2 | 2 | | | | | | | | | | |
| · | · | 2 | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | | | | | | | | | | |
| · | · | · | · | · | · | 1 | 3 | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | | | | | | | | | | |
| · | 2 | · | 2 | 2 | 3 | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | | | | | | | | | | |
| · | · | + | · | · | + | · | · | · | · | · | · | · | · | · | 1 | + | · | · | · | | | | | | | | | | |
| · | + | · | + | + | + | + | + | · | · | · | · | · | · | · | 1 | + | + | 1 | + | | | | | | | | | | |
| · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | + | + | + | · | · | | | | | | | | | | |
| · | 1 | · | · | 1 | 1 | 2 | 1 | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | | | | | | | | | | |
| · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | | | | | | | | | | |
| · | 1 | · | 1 | · | 1 | · | · | · | · | · | · | · | · | · | + | · | · | · | · | | | | | | | | | | |
| · | 1 | 1 | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | | | | | | | | | | |
| · | + | · | · | 2 | 2 | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | | | | | | | | | | |
| · | + | + | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | + | · | · | · | · | | | | | | | | | | |
| · | · | · | + | · | · | · | · | 2 | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | | | | | | | | | | |
| · | · | · | · | · | + | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | | | | | | | | | | |
| · | + | + | + | · | · | · | · | 1 | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | | | | | | | | | | |
| · | · | + | · | · | · | · | · | 1 | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | | | | | | | | | | |
| · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | | | | | | | | | | |
| · | + | + | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | | | | | | | | | | |
| · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | + | · | · | + | · | | | | | | | | | | |
| · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | | | | | | | | | | |
| · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | | | | | | | | | | |
| · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | | | | | | | | | | |
| · | · | · | · | + | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | | | | | | | | | | |

| Ассоциации | Chamerio latifolii—Salicetum alaxensis (A) | | | | | | | | | | Solidagino compactae—Salicetum | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Субассоциации | typicum | | | | | | | | | | Trisetetosum spicati (a) | | | | | typicum (b) | | | | |
| Варианты | | | | | | | | | | | | | | | | молодой | | | | |
| Номера описаний | 28 Я | 60 Я | 43* Я | 78 Пе | 12 Пе | 49 Пе | 10 Пе | 3 Пе | 4 Пе | 36 Я | 88 Пе | 112 Ге | 6 Пе | 7* Пе | 50 Я | 25 Пе | 35 Пе | 30 Пе | 77 Пе | 41 ПЕ |
| *Tortula norvegica* | · | · | + | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | + | · | | | · |
| *Cyrtomnium hymenophyllum* | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | + | · | · | · | | · |
| *Brachythecium reflexum* | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | 2 | · | · | · | · | | · |
| *Scleropodium ornellatum* | · | · | · | · | · | · | · | · | · | + | · | · | · | + | · | · | · | · | | · |
| *Drepanocladus revolvens* | · | · | · | · | · | 1 | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | · | | · |

Примечание. Единично с низкой константностью встречены: *Carex tripartita* (2, 8—r;
*lustris* subsp. *neogaea* (2, 3, 4—+; 12, 23—r); *Primula egaliksensis* (2—+; 4—r); *Salix polaris* (2,
22—2); *Antennaria friesiana* (5—+); *Astragalus alpinus* (5—+; 6—r); *Dryas punctata* subsp. *alasken-*
*hedysaroides* subsp. *tschuktschorum* (5, 10, 13—+; 6, 24—r); *Luzula nivalis* (5—+); *Pedicularis oederi*
(6, 21, 28—+); *Salix hastata* (6, 10, 36—1; 15—r); *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum* (6—+;
(9—+); *Alnus fruticosa* (12, 20—1; 13—+); *Equisetum pratense* (12—+; 33, 38—r); *Allium schoeno-*
*Ribes triste* (21—r); *Saussurea angustifolia* (22—+); *Cardamine digitata* (23, 24, 25—+); *Chrysosple-*
38—r); *Chamaepericlymenum suecicum* (32—+); *Epilobium hornemannii* (32—1); *Rumex acetosa*
*Pyrola incarnata* (34—+; 36—r); *Spiraea stevenii* (34—1; 39, 40—r); *Trientalis europaea* (34—1);
*lium polygamum* (2—2); *Cratoneurum curvicaule* (4—+); *Mniobryum wahlenbergii* (4—+); *Philonotis*
*Tayloria lingulata* (7—+); *Dicranum congestum* (8—+); *Pholia proligera* (8—+); *Polytrichum pili-*
*Isopterygium pulchellum* (16—+); *Timmia comata* (16—+); *Desmatodon latifolius* (21—+); *Tortella*
*chryseum* (23—+); *Pohlia cruda* (23—+); *Amblystegiella jungermannioides* (24—+); *Bryum pseudo-*
*Mnium curvatulum* (38—1). Лишайники: *Cetraria islandica* (5—+); *Cladonia pyxidata* (5, 9—+);
*S. glareosum* (5—2; 8—+).

Арабские цифры, «+» и «r» — обилие и покрытие видов в системе оценок, используемых
не подсчитывалась из-за отсутствия полных данных по всем описаниям). Пункты сбора материала:
р. Гильмимливеем. Звездочка обозначает номенклатурный тип синтаксона.

вых луговин и лугов, что объединяет их с типическими сообществами Solidagino compactae—Salicetum lanatae—alaxensis. Данная субассоциация несомненно является связующим звеном между ней и предыдущей ассоциацией.

**Субассоциация Typicum subass. nov.** (таблица, B, b).

В отличие от предыдущей сообщества данной субассоциации широко встречаются не только в долинах рек, но и на склонах сопок.

Верхний ярус высотой 1.5—2.5 м слагает *Salix lanata* subsp. *richardsonii*, значительно реже *S. alaxensis*, которые образуют средне- и высокосомкнутые сообщества (60—100 %).

В нижнем травяном ярусе здесь господствуют растения умеренно увлажненных и отчасти сырых тундровых луговин и лугов: *Solidago compacta*, *Artemisia arctica* subsp. *ehrendorferi*, *Aconitum delphinifolium* subsp. *paradoxum*, *Equisetum arvense* subsp. *boreale*, *Arctagrostis arundinacea*, *Valeriana capitata*, *Saxifraga nelsoniana*, *Anemone richardsonii*, *Polemonium acutiflorum*, *Dodecatheon frigidum*. Очень характерно для данной ассоциации присутствие эвтрофных видов — *Salix reticulata*, *Anemone parviflora*, *Thalictrum alpinum* (восточночукотская популяция), указывающих на бо́льшее богатство почв, занятых данными сообществами.

В моховом покрове господствуют *Drepanocladus uncinatus*, *Climacium dendroides*, *Brachythecium salebrosum*, *B. turgidum*, *B. groenlandicum*, *Mnium rugicum*, *Bryum* spp. Обильно встречаются также *Hypnum bambergeri*, *H. lindbergii*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, вдоль ручьев отмечаются *Campylium stellatum*, *C. protensum*.

| lanatae—alaxensis (B) | | | | | | | | | | Rubo arctici—Salicetum pulchrae (C) | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| typicum (b) | | | | | | | | | | typicum | | | | | | | | | |
| типичный | | | | | влажный | | | | | молодой | | | | | типичный | | | | |
| 76 | 22* | 35 | 10 | 19 | 64 | 84 | 66 | 70 | 46 | 22 | 29 | 58 | 89 | 110 | 14* | 41 | 102 | 104 | 104 |
| Пе | Я | Я | Я | Я | Я | Пе | Пе | Пе | Пу | Ги | Пе | Пе | Пе | Пе | Ги | Ги | Ге | Ге | Ге |
| · | · | · | + | · | · | · | | · | · | · | · | · | · | · | | | | | |
| · | + | · | · | · | · | · | | · | · | · | · | · | · | · | | | | | |
| · | · | · | · | · | · | · | | · | · | · | · | + | · | · | | | | | |
| · | · | · | · | · | · | · | | · | · | · | · | · | · | · | | | | | |
| · | · | · | · | · | · | · | | · | · | · | · | · | · | · | | | | | |

7—+); *Equisetum variegatum* (2, 3—1); *Hierochloe odorata* subsp. *arctica* (2, 3—+); *Parnassia pa-*
3—+; 11—г); *Carex scirpoidea* (3, 4, 22—г); *Dryas chamissonis* (3—+); *Oxyria digyna* (3, 4, 6, 11—г
*sis* (5, 6—+); *Empetrum subholarcticum* (5, 6—+); *Gentianella propingua* (5—+; 6—г); *Hedysarum*
(5—+; 17—г); *P. verticillata* (5—+; 7, 10, 36—г); *Pyrola minor* (5, 7—+); *Equisetum scirpoides*
7, 24, 36, 40—г); *Saxifraga foliolosa* (7—+); *Arabis kamtschatica* (8—+); *Taraxacum kamtschaticum*
*prasum* (13—1); *Delphinium chamissonis* (14—+; 22—2); *Stellaria ciliatosepala* (15, 36—г; 16—+);
*nium tetrandrum* (28, 29—+); *Rumex arcticus* (28—+; 31—2); *Myosotis asiatica* (31, 32—+; 37,
subsp. *lapponicus* (32, 37—г); *Polygonum tripterocarpum* (33, 36—+); *Moehringia lateriflora* (34—+);
*Geranium erianthum* (35—3); *Salix glauca* (36—1). Мхи: *Dichodontium pellucidum* (2—+); *Campy-*
*caespitosa* (4—+); *Brachythecium udum* (5—+); *Polytrichum* sp. (6—+); *Oncophorus virens* (7—+);
*ferum* (8—+); *Brachythecium latifolium* (11—1); *Philonotis* sp. (13—+); *Dicranum majus* (15—+);
*fragilis* (21—+); *Cratoneurum filicinum* (23—+); *Drepanocladus sendtneri* (23—+); *Orthothecium*
*triquetrum* (24—+); *Dicranum spadiceum* (24—+); *Mnium blyttii* (27—1); *Philonotis fontana* (28—+);
*Peltigera malacea* (5—1); *P. polydactyla* (6—+); *P. rufescens* (8—+); *Stereocaulon alpinum* (5—+);

школой Цюрих—Монпелье. Римские цифры — константность видов (для мхов константность
Я — п. Янракыннот, Пе — бухта Пенкигней, Пу — р. Путукунейвеем, Ге — р. Гетлян, Ги —

В данной ассоциации можно выделить два варианта, отражающие сукцессионные смены. Первый вариант включает относительно молодые сообщества. Для них характерна высокая сомкнутость верхнего яруса (до 100 %), почти полное отсутствие мохового покрова, нередко и разреженность травяного (20—25 %), реже встречаются и мертвопокровные сообщества. Второй вариант включает зрелые сообщества, типичные для ассоциации, где хорошо развиты травяной и моховой ярусы. Кроме того, при увеличении влажности субстрата выделяется и третий вариант, где возрастает в сообществах встречаемость и обилие влаголюбивых трав: *Petasites frigidus*, *Cardamine pratensis*, *Saxifraga hirculus*. Увеличивается здесь и покрытие мохового покрова, где уже встречаются *Aulacomnium palustre* и *Tomenthypnum nitens*. Сообщества последнего варианта можно рассматривать как переходные к ассоциации Petasito frigidi—Salicetum lanatae (Секретарева, 1989).

**Ассоциация Rubo arctici—Salicetum—pulchrae ass. nov.** (таблица, С). Сообщества данной ассоциации также широко встречаются в долинах рек и на южных склонах сопок, но сложенных кислыми горными породами.

Верхний ярус высотой 1.0—1.5 м слагает *Salix pulchra*, реже с ней содоминирует и *S. lanata* subsp. *richardsonii*, которые образуют средне- и высокосомкнутые сообщества (70—95 %).

В нижнем травяном ярусе по-прежнему господствуют растения умеренно увлажненных и отчасти сырых тундровых луговин и лугов. Но в значительном обилии здесь встречаются и ацидофильные виды луговых трав, предпочитающие более кислые почвы — *Rubus arcticus*, *Galium boreale*, *Viola epipsiloides*, *Cala-*

*magrostis purpurea*, *Chamerion angustifolium*, которые в других сообществах лугового типа отмечаются с меньшим постоянством и, как правило, не обильны. Очень характерно присутствие (реже доминирование) здесь бореальных, преимущественно лесных, видов *Moehringia lateriflora*, *Trientalis europae*, *Equisetum sylvaticum*, *E. pratense*, *Pyrola minor*.

В моховом покрове господствуют в основном те же виды, что и в предыдущей ассоциации, но видовое разнообразие их ниже.

В данной ассоциации также выделяются два варианта, отражающие сукцессионные смены — молодые и зрелые сообщества.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Арктическая флора СССР*. Л.: Наука, 1980. Т. 8. 334 с.; 1984. Т. 9. ч. I. 334 с.; 1986. Т. 9, ч. II. 190 с.; 1987. Т. 10. 412 с. — *Макарова И. И.*, *Катенин А. Е.* Экологоценотическая характеристика лишайников нижнего течения реки Амгуэмы // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 10. С. 1443—1451. — *Определитель* листостебельных мхов Арктики СССР / Под ред. Л. И. Савич-Любицкой. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 716 с. — *Секретарева П. А.* Выделение ассоциаций кустарниковых ив по флористическим критериям (восток Чукотского полуострова) // Бот. журн. 1989. Т. 74, № 4. С. 498—508. — *Юрцев Б. А.*, *Петровский В. В.*, *Коробков А. А.* и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979а. Т. 84, вып. 5. С. 111—122. — *Юрцев Б. А.*, *Петровский В. В.*, *Коробков А. А.* и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры. II // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979б. Т. 84, вып. 6. С. 74—83.

**Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,**
**Ленинград.**

**Получено 14 VI 1989.**

---

**УДК** 582 : 069 (479.22)

© **Бот. журн.,** 1990 г., т. 75, № 3

**З. И. Гвинианидзе, Ш. И. Кутателадзе**

# ГЕРБАРИЙ ИНСТИТУТА БОТАНИКИ ИМЕНИ Н. Н. КЕЦХОВЕЛИ АН ГССР (ТБИЛИСИ)

**Z. I. GVINIANIDZE, Sh. I. KUTATELADZE.**
**THE HERBARIUM OF THE INSTITUTE OF BOTANY NAMED AFTER N. N. KETSKHOVELI OF THE ACADEMY OF SCIENCES OF THE GEORGIAN SOVIET SOCIALIST REPUBLIC (TBILISI)**

Гербарий Института ботаники им. Н. Н. Кецховели АН ГССР — крупнейший и старейший на Кавказе и один из наиболее крупных и ценных по фондам в СССР. Численность его коллекций составляет около 1 миллиона гербарных образцов, в том числе 950 аутентиков и типов. На основе коллекций, хранящихся в Тбилисском гербарии, создан целый ряд определителей и «Флор».

В Грузии к концу XIX столетия интенсивные ботанические исследования велись в Тифлисском (Тбилисском) ботаническом саду (основан в 1845 г.) и в Кавказском музее (организован в 1852 г.).

С 1888 г. Тбилисский ботанический сад перешел в ведение Главного управления земледелия и землеустройства, возглавляемого Я. С. Медведевым, известным исследователем Кавказа. По его инициативе были привлечены ботаники из крупных научных центров для изучения флоры и растительного покрова. Тбилиси стал центром ботанических исследований Кавказа. К этому же периоду относится и создание гербария в Тбилисском ботаническом саду (1894 г.).

Первыми коллекциями, которые положили начало созданию гербария, были сборы Н. А. Альбова 1888—1894 гг. из путешествий по Западному Закавказью (Колхида), а также сборы А. А. Ломакина в Талыше (1894) и Карабахе (1895). В гербарий вошли и коллекции, собранные по просьбе Альбова в 1893 г. гурийским лесничим А. Г. Ардасеновым с Аджаро-Имеретинского хр. Значительным вкладом в расширение гербария явились коллекции Медведева, собранные в разных районах Кавказа, сборы растений А. В. Фомина из Грузии и Армении, И. Я. Акинфиева с Центрального Кавказа. Благодаря обмену и дарам ботаников в гербарии оказались также сборы Стевена (1827), Колленати (1843—1844), Радде (1868), Оверина (1873) и др. Уже в 1904 г. гербарий содержал около 8000 гербарных образцов; в нем были выделены следующие разделы: 1 — Кавказский, 2 — Малоазиатско-персидский, 3 — Гербарий Русской флоры, который впоследствии был объединен с общим гербарием.

В 1906 г. должность консерватора Тбилисского ботанического сада занял Ю. Н. Воронов, передав саду свою коллекцию, содержавшую 2000 видов европейских и собранных в Абхазии растений. В дальнейшем в фонды Гербария влились материалы, собранные С. И. Михайловским и И. Кенигом в Карсской обл., Ю. Н. Вороновым в Артвинском округе Батумской обл. В 1909 г. начал работать Д. И. Сосновский, вскоре А. А. Гроссгейм, Н. И. Троицкий. С 1913 г. работают первые грузинские женщины-ботаники Л. М. Кемулариа-Натадзе и Е. И. Кикодзе. В 20-е и 30-е годы начинают свою деятельность грузинские ботаники З. И. Канчавели, Н. Н. Кецховели, А. К. Макашвили, М. Ф. Сахокиа, А. Л. Харадзе. Изучению флоры Кавказа посвятили свою деятельность Е. А. и Н. А. Буш, собравшие обширные коллекции кавказских растений.

В 1933 г. на базе гербария и научных отделов Ботанического сада был основан Ботанический институт Закавказского филиала АН СССР (с 1941 г. Институт ботаники АН ГССР). Во главе Отдела систематических и флористических исследований, в состав которого вошел гербарий, стал Д. И. Сосновский. В 1952 г. после кончины Сосновского заведующим Отделом систематики и географии растений назначается А. Л. Харадзе, которая руководила им на протяжении 25 лет. Куратором гербария с 1918 г. была Кемулариа-Натадзе, с 1940 по 1979 г. гербарием руководила Ш. И. Кутателадзе, проделавшая огромную работу по комплектованию, каталогизации и расширению гербария. В 1980 г. Гербарий выделился в самостоятельную единицу (на правах отдела Института ботаники), в настоящее время им руководит З. И. Гвинианидзе.

Первоначально гербарий хранился в верхней комнате одной из крепостных башен Нарикала на территории сада, в 1901 г. он переносится в новое помещение в средней части старого сада, затем во вновь построенное здание на Сололакской горе, осенью 1909 г. — в специально выстроенное там же здание и в конце 1914 г. гербарий переносится в новое двухэтажное, трехфланговое здание, предназначенное для Музея Ботанического сада на Коджорском шоссе (ныне Институт ботаники АН ГССР), где хранится и по сей день. Он занимает 6 залов, общей площадью 450 м$^2$, и подсобное помещение (80 м$^2$). Растения смонтированы на стандартных листах плотной бумаги, помещены в картонные коробки и хранятся в деревянных шкафах. В настоящее время в Гербарии числится до миллиона гербарных листов, включая дублеты и частные коллекции; имеются несколько тысяч листов с определением таких специалистов, как Фомин, Гроссгейм, Сосновский, Колаковский, Харадзе, Кемулариа-Натадзе, Кикодзе, Манденова, Цан, Юзепчук, Е. Н. и Н. А. Буш.

Гербарий включает несколько разделов: 1 — Основной, или Гербарий растений Кавказа, представленный в основном коллекциями кавказских ботаников, а также материалом, полученным по обмену из разных ботанических учреждений и от частных лиц; 2 — Среднеазиатский, 3 — Ирано-Турецкий, 4 — Общий гербарий, представленные в основном коллекциями, полученными в обмен или в дар, а также сборами, произведенными сотрудниками Института ботаники во время ботанических экскурсий в союзные республики и специальных или туристических зарубежных путешествий по Индии, Болгарии, Югославии, Юго-Восточной Азии. В Общем гербарии выделен Палеотропический гербарий (5), в основу которого положены сборы Сахокиа в Индии. В Гербарии представлены личные коллекции Гроссгейма, собранные во всех регионах Кавказа, Н. Н. Кецховели — из Тушетии, И. И. Тумаджанова, Сахокиа. Созданы: 6 — Гербарий тбилисской флоры (Кутателадзе), 7 — Гербарий интродуцентов, культивируемых в республике. Особый раздел (8) представляет обменный, или дублетный, фонд. Представленные здесь дублеты проинсерированных в основном фонде экземпляров предусмотрены для обмена гербария с разными ботаническими учреждениями Советского Союза и зарубежных стран. И наконец, 9 — коллекции автентичных экземпляров (типов), насчитывающий около тысячи экземпляров номенклатурных типов разных таксонов. Материал в Основном гербарии расположен по алфавиту.

Гербарий пользуется широкой известностью не только в Советском Союзе, но и за рубежом. Гербарию присвоена аббревиатура TBI, он включен в международную систему гербариев (Index herbariorum, 1974).

На базе Гербария проведено много важных исследований по систематике растений и фитогеографии. Созданы монографии, посвященные отдельным систематическим группам растений флоры Кавказа, ботанико-географическому изучению отдельных районов, сводные труды по крупным разделам растений. Большое значение имели капитальная сводка по древесным растениям Кавказа «Деревья и кустарники Кавказа» Медведева, выходившая двумя изданиями, в 1889 и 1919 г.; «Материалы для флоры Колхиды» Н. М. Альбова, 1895, публикацией которых было начато издание «Труды Тифлисского ботанического сада»; «Растительность Кавказа» Медведева, 1918; фундаментальный труд «Материалы флоры Кавказа» Н. И. Кузнецова, Н. А. Буша и А. В. Фомина, 1901—1913; «Флора Кавказа» В. И. Липского, 1899, и др.

На основе коллекций, хранящихся в Тбилисском гербарии, создан целый ряд определителей и «Флор», в том числе «Определитель растений ближайших окрестностей г. Тифлиса» Сосновского, вып. 1, Тифлис, 1914; «Определитель растений окрестностей Тифлиса» Сосновского и Гроссгейма, 1920; «Флора Тифлиса» Гроссгейма, Сосновского и Шишкина, 1926; «Флора Кавказа» Гроссгейма в 4 томах, 1928—1934.

Организация в 1933 г. Института ботаники явилась важным этапом в развитии ботанической науки; с новой силой развернулись флористические исследования Кавказа.

Благодаря флористическим экспедициям систематиков и флористов А. М. Кемулариа-Натадзе, А. Л. Харадзе, Ш. И. Кутателадзе, И. П. Манденовой, О. А. Капелер, А. С. Шхиян, Л. С. Хинтибидзе, С. Я. Тер-Хачатуровой, И. Я. Лачашвили, Р. И. Гагнидзе, З. И. Гвинианидзе, М. А. Иванишвили, М. Т. Давлианидзе, Т. К. Мардалеишвили, Д. И. Мцхветадзе, Ц. Н. Гвиниашвили, Д. Челидзе, Ш. Шетекаури, а также геоботаников А. Г. Долуханова, Н. И. Тумаджанова, М. Ф. Сахокиа, М. Е. Сохадзе, Ш. Г. Нахуцришвили и других гербарий постоянно обогащался сборами растений из разных уголков Кавказа, Советского Союза (Восточные Карпаты, Средняя Азия, Кольский п-ов) и зарубежных стран. Крупные коллекции растений поступали от экспедиций по региональному изучению кормовых и плодовых растений. Ежегодные экспедиции во все районы Грузии и Кавказа дали много новых и интересных находок.

Обобщением флористических исследований и монографических обработок этого периода явилось 8-томное издание «Флоры Грузии» (гл. ред. Н. Н. Кецховели). Установление новых систематических категорий, накопление новых данных по экологии и географии видов потребовали второе издание «Флоры Грузии» в 16 томах, 11 томов которого уже вышли в свет.

Опубликованы «Флора Абхазии» (1-е и 2-е изд.), «Растительный мир Колхиды» А. А. Колаковского, «Флора окрестностей Тбилиси» А. К. Макашвили, «Определитель растений Грузии» (ред. А. Л. Харадзе), «Дендрофлора Кавказа» (ред. В. З. Гулисашвили). Создан ряд монографий по критическим таксонам (роды *Stachys*, *Betonica*, *Scorzonera*, *Medicago*, *Gagea*, *Symphitum*, *Onobrychis*; трибы *Scorzonerinae*, *Pastinaceae*, *Lychnideae*; порядок *Ranales*). Коллекция Гербария широко использовалась и при составлении «Флор» СССР, Армении и Азербайджана.

Основное направление работы Гербария — сохранение, выполнение и обогащение фондов. Ежегодно гербарий пополняется путем интенсивного обмена с главнейшими гербариями ботанических учреждений Советского Союза и многих зарубежных стран; главным же образом за счет материалов, поступающих из ежегодных ботанических экспедиций Отделов Института ботаники. Основным источником пополнения гербария являются сборы сотрудников, проводящих интенсивные полевые исследования в районах, недостаточно обследованных во флористическом отношении или слабо представленных в гербарии.

Значительную часть научной работы Гербария составляет выделение в особый фонд, научное изучение и каталогизация типовых (аутентичных) экземпляров, впервые начатые Сахокиа. В фондах Гербария Тбилисского Института ботаники немало аутентичных образцов, послуживших авторам для выделения новых таксонов, процитированных ими в протологах. Во многих случаях типовые экземпляры были уже выделены монографами-систематиками при обработке этих таксонов в виде монографий или же для второго издания «Флоры Грузии». Для каждого выявленного оригинального образца приводятся классическое местонахождение, статус типа, сведения о современном состоянии и комментарии. Начата публикация, по завершении работы предполагается издание справочника — научного каталога по номенклатурным типам, хранящимся в Гербарии.

Выделенные типы содержатся в особом хранилище.

Важным разделом работы Гербария является издание коллекций эксикат с публикацией аннотаций к ним и рассылка их в крупные ботанические центры мира. На Кавказе были изданы «Flora caucasicae exsiccata» (1904—1909, Н. А. Буш, Маркович, Воронов); «Herbarium Flora Caucasicae» (1912—1916, Воронов, Шелковников); «Plantae orientalis exsiccatae» (1925—1928, Гроссгейм, Шишкин).

Составлена первая серия эксикат, насчитывающая 50 номеров. По каждому виду даны: название; основные синонимы; критические примечания номенклатурного, таксономического и ареологического характера; место сбора.

В Гербарии созданы необходимые условия для работы; система хранения коллекций и картотека обеспечивают хорошую сохранность гербарных экземпляров и возможность быстрого нахождения нужного вида. По требованию монографов, занятых критической обработкой отдельных таксонов, гербарные коллекции высылаются на временное пользование в крупные ботанические учреждения мира. Научные коллекции Гербария используются также географами, специалистами в области охраны природы и др. Ни одна критическая обработка таксонов Кавказа не может быть выполнена без использования хранящихся в Гербарии материалов.

В Гербарии ведутся работы по изучению старых коллекций. Из личных коллекций Сахокиа выявлены новые и редкие для флоры Грузии и Кавказа виды. Ведется работа и по подготовке издания справочной литературы (маршруты коллективов, справочники географических названий и др.).

В Гербарии Института ботаники в течение ряда лет ведутся исследования по эволюционной морфологии в связи с задачами систематики и филогении. Широкое применение одного из методов эволюционной морфологии — изучение васкулярной анатомии цветка — позволило обосновать как частные вопросы (уточнение системы семейства гвоздичных, рода *Allium*, подтверждение выделения сем. *Illecebraceae*), так и теоретические разработки спорных вопросов эволюционной морфологии (явление обдиплостемонии, образование перигинейных цветков, природа лепестков и др.).

Сотрудники Гербария принимают участие в составлении и редактировании 2-го издания «Флоры Грузии», а также ведут критико-систематическое изучение отдельных таксонов.

Институт ботаники АН ГССР,
Тбилиси.

Получено 10 VII 1989.

# СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 582.261

© 1990

**Г. К. Хурсевич, О. П. Баженова**

## НОВАЯ РАЗНОВИДНОСТЬ РОДА *STEPHANODISCUS ALPINUS* (*BACILLARIOPHYTA*) В ПЛАНКТОНЕ РЕКИ ЕНИСЕЙ

G. K. KHURSEVICH, O. P. BAZHENOVA.

## A NEW VARIETY OF THE GENUS *STEPHANODISCUS ALPINUS* (*BACILLARIOPHYTA*) IN THE PLANKTON OF THE YENISEI RIVER

**Исследование морфологии панциря видов *Stephanodiscus*, выявленных в планктоне р. Енисей, в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) позволило выделить среди них новую разновидность *Stephanodiscus alpinus* var. *distinctus* var. nov.**

В фитопланктоне р. Енисей преобладают диатомовые водоросли (Усачев, 1928; Грезе, 1957). В настоящее время в составе последних важная роль принадлежит видам *Stephanodiscus*, среди которых обнаружена новая для науки разновидность. Ниже приведено ее описание с использованием современной терминологии по диатомовым водорослям (Предложения . . ., 1977).

**Stephanodiscus alpinus var. distinctus Churs. et Bazhen. var. nov.**

Cellulae solitariae. Frustula disciformis. Valvae orbiculares, concentrice undulatae, 10—35 mkm in diametro. Areolae loculares, foramen externum et cribrum internum, 18—20 pro 10 mkm, in seriebus singulis, parte tantum marginali frontis binis-ternis, rarius quaternis 18—24 pro 10 mkm radialiter sitae. Striae hyalinae series areolarum alternantes 8—10 pro 10 mkm. Fultoportulae cum 2—3 satellite pores subcentrales vel submarginales ad limitem serierum areolarum singularum ac binarum sitae. Rimoportula una cum spinis in anulo eodem sita. Limbus 1.7—3.0 mkm altus, areolas 5—9 minutas in serie verticali et series areolarum 40—50 pro 10 mkm includens. Fultoportulae marginales cum 3 satellite pores sub spinis altera-tertia, raro quaque basi striarum hyalinarum sitae.

Клетки одиночные. Панцирь дисковидный. Створки круглые, концентрически-волнистые, 10—35 мкм в диам. Центр створки с одной-несколькими (до 7) изолированными ареолами. Ареолы локулярные, с фораменом на наружной поверхности створки и куполовидным велумом на ее внутренней поверхности, 18—20 в 10 мкм. На всех изученных в СЭМ экземплярах на наружной поверхности створок отчетливо видны пальцевидные выросты, прикрывающие форамены ареол. Ареолы расположены в радиальных одинарных рядах, которые лишь в прикраевой зоне лицевой части створки переходят в двойные-тройные, реже четверные ряды, 18—24 в 10 мкм. Ряды ареол отделены друг от друга гиалиновыми полосами, 8—10 в 10 мкм, продолжающимися с лицевой части створки на ее загиб. На границе лицевой части створки и загиба от каждой гиалиновой полосы обычно отходит конический шип. Но иногда на одной-восьми гиалиновых полосах шипы отсутствуют (возможно, они обломаны). Нередко перед загибом створки имеется гиалиновое кольцо с рассеянными ареолами. Выросты (2—4, редко 1) с 2—3 опорами размещены недалеко от центра либо в прикраевой зоне створки на границе одинарных и двойных рядов ареол. Один двугубый вырост с выступающей на наружной поверхности створки довольно высокой трубкой находится в одном кольце с шипами. На внутренней поверхности его щель ориентирована тантентально. Загиб створки, 1.7—3.0 мкм выс., содержит 5—9 мелких ареол в вертикальных и косо пересекающихся рядах, 40—50 в 10 мкм. Причем в верхней части загиба ареолы расположены более рыхло, чем в нижней. Краевые выросты с 3 опорами размещены под вторым—третьим, редко каждым шипом (см. таблицу).

Тип: СССР, р. Енисей, в планктоне, лето (5 VIII 1985), коллекция О. П. Баженовой. Хранится в Лаборатории геологии и палеопотамологии антропогена Института геохимии и геофизики АН БССР (г. Минск), № 138 Е. См. табл., фиг. 10.

Отличается от типовой разновидности (Hakansson, Stoermer, 1984: 161—164, pl. 1—4) наличием в прикраевой зоне лицевой части створки не только двойных, но тройных и даже четверных рядов ареол; присутствием на поверхности створки обычно нескольких выростов с 2—3 опорами (для *S. alpinus* var. *alpinus* характерен всегда один субцентральный вырост и только с 2 опорами).

Пресноводная планктонная разновидность.

Встречена в планктоне р. Енисей на протяжении от плотины Красноярской ГЭС до устья в течение всего вегетационного периода. В 1985 г. вошла в число доминантных представителей летне-осеннего комплекса, достигнув максимальной численности на Нижнем Енисее в районе от Нижней Тунгуски до Игарки. Здесь численность этой разновидности летом составила 12—80 тыс. кл./л (температура воды 18—19 °С), осенью — 50—200 тыс. кл./л (температура воды 10.2—16.4 °С).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Грезе В. Н.* Кормовые ресурсы реки Енисей и их использование // Изв. ВНИОРХ. 1957. Т. 41. С. 226. — *Предложения* для стандартизации терминологии и диагнозов по диатомовым водорослям // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 2. С. 192—213. — *Усачев П. И.* Материалы к флоре водорослей р. Енисей // Тр. Сиб. науч. рыбохоз. станции. Красноярск, 1928. Т. 3, вып. 2. 84 с. — *Hakansson H., Stoermer E. F.* An investigation of the morphology of *Stephanodiscus alpinus* Hust. // Bacillaria. 1984. Vol. 7. P. 159—172.

Институт геохимии и геофизики АН БССР,
Минск,
Лимнологический институт СО АН СССР,
Иркутск.

Получено 10 XI 1988.

---

УДК 582.477.6

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 3

### Н. Н. Имханицкая

# ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ЗАМЕТКА О *JUNIPERUS EXCELSA* (*CUPRESSACEAE*)

N. N. IMCHANITZKAJA. THE TAXONOMICAL NOTE ON *JUNIPERUS EXCELSA* (*CUPRESSACEAE*)

Изложены результаты критической ревизии группы близкородственных видов рода *Juniperus* секции *Sabina* флоры Кавказа и Средней Азии (*J. excelsa*, *J. polycarpos*, *J. seravschanica*, *J. turcomanica*), различно трактуемых ботаниками. Три вида переведены в подвиды. *J. excelsa* рассматривается как широко распространенный политипический вид с 4 подвидами — *J. excelsa* subsp. *excelsa*, *J. excelsa* subsp. *polycarpos*, *J. excelsa* subsp. *seravschanica* и *J. escelsa* subsp. *turcomanica* comb. nov. Дан систематический обзор этих подвидов с указанием синонимов, типов, данных по экологии и географии, а также приведен ключ для их определения. Предложена новая комбинация — *J. excelsa* subsp. *polycarpos* var. *pendula* comb. nov.

Обрабатывая кавказские можжевельники секции *Sabina* Spach для издания «Конспект флоры Кавказа», мы столкнулись с необходимостью критической ревизии мало изученной в таксономическом отношении группы близкородственных кавказских (*Juniperus excelsa* Bieb., *J. polycarpos* C. Koch, включая *J. isophyllos* C. Koch) и среднеазиатских (*J. seravschanica* Kom., *J. turcomanica* B. Fedtsch.) видов, имеющих крупные твердые многосемянные шишкоягоды с мякотью, снабженной слоем каменистых клеток и идиобластов. Эти виды (вместе с *J. foetidissima* Willd.) были выделены В. Л. Комаровым (1934) во «Флоре СССР» в особый ряд «*Sabinae polyspermae lithocarpae* (*excelsae*)». В отечественных флорах они обычно трактуются как самостоятельные виды. Однако многие зарубежные ботаники подвергают сомнению или не признают видовую самостоятельность *J. polycarpos*, *J. seravschanica* и *J. turcomanica*, полагая, что отличия этих видов от *J. excelsa* являются несущественными.

*J. excelsa*, описанный Ф. К. Биберштейном первоначально из Крыма и позднее им же указанный для флоры Кавказа, в понимании многих современных авторов — широко распространенный, полиморфный вид, включающий помимо *J. polycarpos* и *J. isophyllos*, установленных К. Koch из горных областей Малой Азии, среднеазиатские виды *J. seravschanica* и *J. turcomanica*. O. Kerfoot (Kerfoot, Lavranos, 1984) кроме всех вышеперечисленных видов относит к *J. excelsa* в качестве синонима также восточно-африканский вид *J. procera* Hochst. ex Endl. с очень тонкими побегами и очень мелкими, плотно прижатыми листьями, со своеобразными погруженными продолговатыми смоляными железками, не характерными для *J. excelsa*, и с шишкоягодами, значительно более мелкими, чем шишкоягоды *J. excelsa*. При таком понимании вида *J. excelsa* — один из самых широко распространенных видов рода *Juniperus*, обширный ареал которого протягивается от Балканского п-ова до Гималаев, охватывает Аравийский п-ов (Саудовская Аравия, Йемен, Оман) и Восточную Африку (Судан, Джибути, Сомали, Эфиопия, Кения, Уганда, Танзания, Заир, Малави и Зимбабве) вплоть до 10°40′ ю. ш. (оз. Ньяса).

H. Riedl (1968), включая *J. seravschanica* в *J. excelsa*, отмечает значительную вариабельность последнего и допускает при этом возможность выделения локальных рас, например *J. seravschanica*, в ранг подвида.

Некоторые ботаники помещают *J. seravschanica* в качестве синонима в *J. polycarpos* или *J. macropoda* Boiss., причем последний вид в свою очередь рассматривается как синоним *J. excelsa* или *J. polycarpos*. J. Silba (1984) считает *J. polycarpos* разновидностью *J. excelsa*, включая в нее в качестве синонимов *J. seravschanica* и *J. turcomanica*.

А. Л. Тахтаджян (Тахтаджян, Федоров, 1972) трактует *J. polycarpos* в ранге подвида *J. excelsa*. Следуя Тахтаджяну, авторы «Красной книги» (Габриэлян и др., 1975 : 52) в «Списке редких и исчезающих видов флоры СССР» приводят *J. excelsa* с двумя подвидами — subsp. *excelsa* (Крым, северо-запад Черноморского побережья Кавказа, юг Балканского п-ова) и subsp. *polycarpos* (Закавказье, Средняя Азия), однако объем последнего расширен включением в него *J. seravschanica*. В той же «Красной книге» (Габриэлян и др., 1975 : 147) в «Списке редких и исчезающих видов» в разделе «Средняя Азия и Казахстан» *J. seravschanica* указан однако как самостоятельный таксон в ранге подвида *J. excelsa* — *J. excelsa* Bieb. subsp. *seravschanica* (Kom.) Kitam. Это название ошибочно приписано S. Kitamura. Приведенная комбинация является недействительно обнародованной, поскольку в «Красной книге» отсутствует ссылка на базионим.

В результате критического просмотра обширных гербарных материалов *J. excelsa*, *J. polycarpos*, *J. seravschanica* и *J. turcomanica*, хранящихся в Гербарии Ботанического института АН СССР (LE), а также изучения значительной изменчивости этих видов и пределов варьирования их морфологических признаков мы пришли к выводу, что *J. excelsa* несомненно является полиморфным видом, включающим 4 подвида: *J. excelsa* Bieb. subsp. *excelsa*, *J. excelsa* Bieb. subsp. *polycarpos* (C. Koch.) Takht., *J. excelsa* Bieb. subsp. *seravschanica* (Kom.) Kitam. ex R. Kam. и *J. excelsa* Bieb. subsp. *turcomanica* (B. Fedtsch.) Imch. comb. nov.

Подвиды *J. excelsa* различаются главным образом окраской коры, толщиной побегов, окраской хвои, формой верхушки листа и очертанием дорзальных смоляных железок, двудомностью или однодомностью, а также числом семян в шишкоягоде, их формой и величиной, которые, несмотря на все их непостоянство, являются, однако, хорошим признаком для разграничения подвидов. Что же касается формы листа, степени прижатости листьев к побегу, окраски шишкоягоды, то эти признаки не являются надежными для разграничения подвидов, поскольку подвержены большой изменчивости и зависят в значительной мере от возраста растений.

Восточно-средиземноморский подвид susbp. *excelsa*, произрастающий в горах преимущественно в приморской полосе, по своим морфологическим признакам достаточно легко отличим от остальных подвидов *J. excelsa*. Кавказско-переднеазиатский подвид subsp. *polycarpos* и несомненно очень близкие к нему подвиды subsp. *seravschanica* и особенно subsp. *turcomanica* произрастают в засушливых областях высокогорий Кавказа, Средней и Юго-Западной Азии и являются представителями переднеазиатской нагорно-ксерофильной флоры. Все три подвида имеют большое сходство друг с другом как по морфологическим признакам, так и по экологии и биологии. Они обнаруживают гораздо более тесное родство между собой, чем с типовым подвидом, и несомненно имеют общее происхождение, представляя особую, ксерофильную, линию развития *J. excelsa* s. l.

Ниже приводим подвиды *J. excelsa* Bieb. s. l. и ключ для их определения. Распространение на Кавказе указано по районам, принятым для «Конспекта флоры Кавказа» и приведенным Ю. Л. Меницким (1986 : 119—120).

*J. excelsa* Bieb. 1800, Beschreib. Länd. Flüss. Terek u. Kur am Casp. Meere : 204; id. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 425; Ledeb. 1850, Fl. Ross. 3, 2 : 683; Parl. 1868, in DC. Prodr. 16, 2 : 484; Boiss. 1884, Fl. Or. 5 : 708; Б. Федч. 1915, Раст. Туркест.: 37; Дмитр. 1931, Кипарис. Ср. Азии : 27, tab. 6, 7, fig. 1—3, 5; tab. 8, fig. 2; Franco, 1964, in Fl. Europ. 1 : 39; Coode a. Cullen, 1965, in Fl. Turk. 1 : 84, map 17; Riedl, 1968, in Fl. Iran. 50 : 5; R. Stewart, 1972, Annot. cat. vasc. pl. West Pak. a. Kashmir : 27; Podlech u. Anders, 1977, Mitt. Bot. Staatssamm. München, 13 : 374; Browicz a. Zieliński, 1982, Chorol. trees a. shrubs in S.-W. Asia, 1 : 9, map 4; Kerfoot, 1984, in Kerfoot a. Lavranos, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 41, 3 : 483. — *J. polycarpos* C. Koch, 1849, Linnaea, 22 : 303. — *J. isophyllos* C. Koch, 1849, l. c. : 304. — *Sabina excelsa* (Bieb.) Ant. 1857, Die Cupress.-Gatt. : 45, tab. 60, p. p. — *S. polycarpos* (C. Koch) Ant. 1857, l. c.: 47, tab. 63. — *S. isophyllos* (C. Koch) Ant. 1857, l. c. : 48, tab. 64—66. — *J. macropoda* Boiss. 1884, l. c. : 709. — *J. seravschanica* Kom. 1932, Бот. журн. 17, 5—6 : 481. — *J. turcomanica* B. Fedtsch. 1932, Фл. Туркм. 1, 1 : 14, фиг. 8. — *Sabina seravschanica* (Kom.) Newski, 1937, Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 1, 4 : 245. — *Sabina excelsa* (Bieb.) Kondr. 1960, Дикорост. хвойнi Укр. : 111, рис. 49а, nom. invalid., sine auct. comb. — *S. isophyllos* (C. Koch) Kondr. 1960, цит. соч.: 112, рис. 49б, nom. invalid., sine auct. comb.

Описан из Крыма. Лектотип: «in Chersoneso taurica. . ., Hablizl» (Herb. Pallasii).

а) *J. excelsa* Bieb. subsp. *excelsa*. — *J. sabina* var. *taurica* Pall. ex Bieb. 1800, Beschreib. Länd. Flüss. Terek u. Kur am Casp. Meere : 204, pro syn. *J. excesla*. — *J. sabina* var. *excelsa* (Bieb.) Georgi, 1800, Beschreib. d. Russ. Reichs, 3, 5 :

1358. — *Sabina excelsa* (Bieb.) Ant. 1857, Die Cupress.-Gatt. : 45, tab. 60, p. p. — *J. taurica* (Pall. ex Bieb.) Lipsky, 1912, в Кнорр. и Минкв., Тр. почв.-бот. экспед. по исслед. колониз. р-нов Азиат. России, 2, 6 : 185—186, nom. invalid. et illeg. — *Sabina excelsa* (Bieb.) Kondr. 1960, Дикорост. хвойнi Укр. : 111, рис. 49а, nom. invalid., sine auct. comb. — *J. sabina* auct. non L. : Габлицл, 1785, Физич. опис. Таврич. обл. : 98; Pall. 1789 (1788), Fl. Ross. 1, 2 : 15, p. p., quoad pl. taur.; id. 1795, Cat. espèc. végét. spont. Tauride : 59 (ut «*J. sabina* L.?»). — *J. isophyllos* auct. non C. Koch: А. Н. Смирн. 1922, Бюл. герб. Никитск. бот. сада, 2 : 22; Е. Вульф, 1927, Флора Крыма, 1, 1 : 48; Ком. 1934, Фл. СССР, 1 : 186, p. p.

Хотя у ботаников нет единого мнения в отношении типовых образцов *J. excelsa*, ни у кого, однако, не вызывает сомнения, что вид был описан первоначально по гербарным материалам из Крыма. В протологе *J. excelsa* Биберштейн (Bieberstein, 1800) не привел местонахождения вида, оно было указано им позднее (Bieberstein, 1808) во «Flora Taurico-Caucasica» («Communis in Tauriâ meridionali et Caucaso calidiore, ad montium latera meridionalia»). Однако он сослался на *J. sabina* var. *taurica*, приписав это название П. С. Палласу (Pallas, 1789) во «Flora Rossica», 1, 2 : 15, а в 1808 г. (l. c.) добавил к этой ссылке «Каталог» Палласа (Pallas, 1795) и работу К. И. Габлицла (1785), в которой под названием *J. sabina* L. впервые приведено подробное описание крымского можжевельника *J. excelsa*, произрастающего «во множестве по горам вдоль всего Южного морского берега». Из описания *J. sabina* во «Flora Rossica» очевидно, что крымский можжевельник этого родства был известен Палласу лишь по описанию Габлицла и его гербарным образцам, переданным Палласу, при этом Паллас непосредственно ссылается на Габлицла («In Chersoneso taurica satis vulgarem et insignibus, saepe pedalis diametri truncis, observavit amiciss. Hablizl et specimina misit»). Сам же Паллас посетил Крым позднее (в 1794 г.), уже после выхода в свет тома «Flora Rossica» с описанием *J. sabina*, так что собственные его сборы *J. excelsa*, если таковые были, относятся к более позднему времени, а на них Биберштейн не ссылается в протологе. Как справедливо отмечено Е. В. Вульфом (1927), Габлицл и Паллас «видимо, принимали *J. excelsa* за *J. sabina*, что явствует с несомненностью из их описаний». Указав на характерные отличия растения из Крыма от растений *J. sabina* из других районов (в частности, «на Дону и в Сибири»), они тем не менее не выделили первые в особую разновидность, и название *J. sabina* var. *taurica*, цитируемое Биберштейном в протологе *J. excelsa*, не было ими опубликовано, хотя вполне возможно и намечено к описанию на каком-то гербарном образце, известном Биберштейну. Следуя ссылке Биберштейна, ботаники начиная с прошлого века (S. Endlicher, K. F. Ledebour, F. Parlatore, E. Boissier и др.) и до наших дней (например, Riedl, 1968 : 5) цитируют это название в качестве синонима *J. excelsa*. Вульф (1927) приводит *J. sabina* β. *taurica*, а В. И. Липский (Кнорринг, Минквиц, 1912) является автором комбинации *J. taurica* (как замена *J. excelsa*), основанной на недействительно обнародованном базиониме.

Ссылки на тип *J. excelsa* Riedl (1968, l. c. : 5, «Typus: Tauria, Pallas, LE!») и R. D. Meikle [1977 : 31, «Typus: Crimea, Pallas (LE)»] не точны, и в Гербарии БИН не обнаружен экземпляр с подобной этикеткой. Однако имеется гербарный образец *J. excelsa* из гербария Палласа (LE!), собранный вполне возможно Габлицлом, хотя полной уверенности в этом нет. Этикетка «Hb. Pallas (Herb. Fischer)» является общей для 3 видов *Juniperus*, смонтированных на этом гербарном листе, — *J. davurica* Pall. (имеется карандашная пометка на этикетке), а также *J. sabina* и *J. excelsa* (оба без определений). Последнее растение сопровождается узкой полоской голубой бумаги (такого же цвета, как и этикетка) с надписью, сделанной карандашом: «In rupestribus montibus Tauriae praesertim parte orientaliore, ubi passim integrar sylvas constituit». Единственный образец *J. excelsa* в гербарии Биберштейна (LE) с этикеткой «Ex Tauria, m. 1816» не может рассматриваться в качестве типового, как, очевидно, и другой образец с этикеткой «Tauria» (рука Биберштейна) в Гербарии МГУ (MW), считавшийся автентичным («Isotypus (?)», Караваев и др., 1977 : 258). Не являются типовыми и гербарные образцы, собранные Chr. Steven («Tauria, lecto Steven», pl. exc.) (LE!) гораздо позже по времени, чем был опубликован этот вид.

На сухих солнечных каменистых и скалистых склонах в приморской полосе, преимущественно на южных склонах, обращенных к морю, на щебнистых почвах, подстилаемых известьсодержащими горными породами; в нижнем горном поясе, до 400—500 м, редко до 900—1000 м над ур. м. Образует можжевеловые редколесья, в которых доминирует или растет с другими видами можжевельника (*J. oxycedrus* L. subsp. *oxycedrus*, *J. foetidissima* Willd.).

Распространение. Крым (Южный берег от Севастополя до Карадага, изредка на северном склоне Главной гряды Крымских гор в верховьях Узунджи, около пос. Соколиное); Сев.-Зап. Закавказье (от Анапы до Геленджика). Указание для ЗК: Адаг.-Пшиш. (Старо-Шабановская) (Гроссгейм, 1939 : 68, карта 63) — основано на неверном определении гербарного материала и относится к *J. sabina* L. В других районах Закавказья и в Дагестане subsp. *excelsa* замещается кавказско-переднеазиатским subsp. *polycarpos*, к которому принадлежит большинство образцов двудомного можжевельника, хранящихся в Гербариях под названием *J. excelsa*.

Общее распространение. Южн. Европа (Албания, Югославия, Греция, южн. Болгария), Юго-Зап. Азия (Турция, о-в Кипр, зап. Сирия, Ливан).

б) *J. excelsa* Bieb. subsp. *polycarpos* (C. Koch) Takht. 1972, в Тахт. и Фед. Фл. Ерев. : 53. — *J. polycarpos* C. Koch, 1849, Linnaea, 22 : 303. — *J. polycarpos* C. Koch f. *squarrosa* Pril. 1950, Фл. Азерб. 1 : 72. — *J. isophyllos* C. Koch, 1849, l. c. : 304. — *Sabina polycarpos* (C. Koch) Ant. 1857, Die Cupress.-Gatt. : 47, tab. 63. — *S. isophyllos* (C. Koch) Ant. 1857, l. c. : 48, tab. 64—66. — *J. macropoda* Boiss. 1884, Fl. Or. 5 : 709, p. max. p., excl. specim. nonnul. pers. et belutsch. — *Sabinus isophyllos* (C. Koch) Kondr. 1960, Дикорост. хвойнi Укр. : 112, рис. 49б, nom. invalid., sine auct. comb. — *J. excelsa* Bieb. var. *polycarpos* (C. Koch) Silba, 1984, Phytol. Mem. 7 : 34, p. p., excl. syn. *J. seravschanica* Kom. et *J. turcomanica* B. Fedtsch.

Описан из Малой Азии («Im Tschorukthale sehr häufig, aber mehr im Hochgebirge, z. B. im Gaue Pertakrek, auf Porphyr und Urgestein, c. 6000′ hoch. Auf dem Schachjoldagh auf Porphyr, Dolerit und sekundären Kalk, 6000—8000′ hoch»).

Типовой материал происходит из Сев.-Вост. Анатолии — Лазистана (вилайет Артвин) [долина р. Чорох, Понтийские горы в области Петерек (Pertakrek, по K. Koch)] и Армянского нагорья (вилайет Карс) [гора Кёсе-даг (Köse Dăg) (Schachjoldagh, по K. Koch)]. Типовые образцы хранились в Берлине—Далеме (B), погибли.

На сухих, часто каменистых и скалистых склонах, преимущественно южной экспозиции; в нижнем и среднем горном поясе, 200—2100 (2500) м над ур. м. Самый ксерофильный из можжевельников, произрастающих на Кавказе, выносит почвенное засоление. Образует изреженные, довольно обширные аридные редколесья.

Распространение. Дагестан, Центр. (Мцхета), Вост. и Южн. Закавказье, Талыш; отсутствует во влажных районах Зап. Закавказья. ВП: Тер.-Сул. (южн. ч.) (левый берег р. Сулак, близ сел. Чирюрт); ВК: В. Сул., Мач.-Самур., Кубин.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (Мцхета); ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек. (очень часто), Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗ; Т.

Общее распространение. Сев.-вост. Турция, зап. Ирак (очень редко), Иран, юго-вост. Аравийского п-ова (Jabal Akhdar, Маскат). Указания для Зап. Пакистана (Белуджистан) и Афганистана, вероятно, относятся к *J. excelsa* subsp. *seravschanica* (см. ниже).

**J. excelsa Bieb. subsp. polycarpos (C. Koch) Takht. var. pendula (Mulk.) Imch. comb. nov.** — *J. polycarpos* C. Koch var. *pendula* Mulk. 1967, Докл. АН АрмССР, 45, 2 : 86.

Описана из Армении. Тип: «Армянская ССР, Вединский р-н, ущелье р. Хосров, можжевеловое редколесье, 1400—1700 м над ур. м., 1959, Я. И. Мулкиджанян» (ERE).

ЮЗ: Ерев. (Хосровское урочище, хр. Еранос).

*в*) *J. excelsa* Bieb. subsp. *seravschanica* (Kom.) Kitam. ex R. Kam. 1975, в Габриэлян и др., Красная книга. Дикораст. виды фл. СССР, нужд. в охране : 147, comb. invalid., sine indic. basion.; Р. Кам. 1981, в Габриэлян и др., Редкие и исчез. виды фл. СССР: 203, comb. invalid., sine indic. basion. — *J. seravschanica* Kom. 1932, Бот. журн. 17, 5—6 : 481; он же, 1934, Фл. СССР, 1 : 187, табл. 8, фиг. 7; Дмитр. 1938, Тр. сект. агролесомелиор. лесн. хоз-ва Комит. наук УзССР, 4 : 20, рис. 11 (ut «zeravschanica»); Бутк. 1941, Фл. Узбек. 1 : 111, табл. 4, фиг. 1 (ut «zeravschanica»); Протоп. 1952, Фл. КиргССР, 1 : 63, табл. 16, фиг. 1; Павл. 1956, Фл. Казахст. 1 : 74, табл. 4, фиг. 2; Малеев и Исмаилов, 1957, Фл. Тадж. ССР, 1 : 52, табл. 4, фиг. 1; Пахом. 1968, Опред. раст. Ср. Азии, 1 : 24; Соколов и др., 1977, Ареалы дер. и куст. СССР, 1 : 38, карта 16А; Череп. 1981, Сосуд. раст. СССР : 192; Browicz a. Zieliński, 1982, Chorol. trees a. shrubs in S.-W. Asia, 1 : 12, map 10. — *J. macropoda* Boiss. 1884, Fl. Or. 5 : 709, p. min. p., excl. typo, quoad specim. belutsch. — *Sabina seravschanica* (Kom.) Nevski, 1937, Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 1, 4 : 245. — *J. kulsaica* Dmitr. 1938, цит. соч. : 22, рис. 12; Череп. 1973, Свод дополн. и измен. к «Фл. СССР» : 205. — *J. polysperma* Dmitr. 1938, цит. соч. : 24, рис. 13; Череп. 1973, цит. соч. : 205. — *J. polysperma* Dmitr. var. *alba* Dmitr. 1938, цит. соч. : 25, nom invalid., descr. ross. et sine typo. — *J. zaaminica* Dmitr. 1938, цит. соч.: 27, рис. 14, 15; Череп. 1973, цит. соч. : 206. — *J. polycarpos* C. Koch var. *seravschanica* (Kom.) Kitam. 1964, Pl. West. Pak. Afgh. (Results Kyoto univ. sci. exped. to Karakoram a. Hundukush, 1955, 3) : 7, nom. invalid., sine indic. basion.; id. 1966, Addit. a. correct. to fl. Afgh. (l. c. 8) : 68, nom. invalid., sine indic. basion. compl. — *J. excelsa* Bieb. var. *polycarpos* Silba, 1984, Phytol. Mem. 7 : 34, p. p., quoad syn. *J. seravschanica* Kom. — *J. polycarpos* auct. non C. Koch: Б. Федч. 1915, Раст. Туркест. : 37, p. p.; он же, 1932, Фл. Туркм. 1, 1 : 15; Дмитр. 1931, Кипарис. Ср. Азии: 20, tab. 4; Blakel. 1966, in Fl. Iraq, 2 : 91, p. p.; Kazmi a. Jenan, 1975, Sultania, 1 : 35, fig. 12, 13, p. p., quoad syn. *J. polycarpos* var. *seravschanica* (Kom.) Kitam. — *J. isophyllos* auct. non C. Koch : Дмитр. 1931, цит. соч. : 18, tab. 3. — *J. sabina* auct. non. L. : Дмитр. 1931, цит. соч. : 35, tab. 10. — *J. excelsa* Bieb. subsp. *polycarpos* auct. non Takht. 1972 : Габриэлян и др., 1975, цит. соч. : 52, p. p., quoad syn. *J. seravschanica* Kom.; они же, 1981, цит. соч. : 78, p. p., quoad syn. *J. seravschanica* Kom.

Описан из Таджикистана. Лектотип: долина р. Зеравшан, «Darch, alt. 8000 pd., regio silvatica superior silvam efformans, 11 VIII 1892, V. L. Komarov» (LE!).

Комаров не указал голотип *J. seravschanica*. В первоописании вида он процитировал 12 гербарных образцов, из которых мы выбираем в качестве лектотипа образец со зрелыми шишкоягодами из Дарха, приведенный им под номером 2, как наиболее полно и точно соответствующий диагнозу вида.

На каменистых, щебнистых, реже мелкоземистых склонах, на скалах и осыпях; в нижнем и среднем горном поясе, 800—2800 (3000) м над ур. м. Образует арчевые леса, чистые или смешанные с *J. semiglobosa* Regel и *J. turkestanica* Kom.

Распространение. Южн. Казахстан и Средняя Азия: Чу-Илийские горы, Тянь-Шань (Западный, Киргизский Алатау), Памиро-Алай (включая хр. Кугитанг).

Общее распространение. Афганистан, Зап. Пакистан (Белуджистан), Индия (сев.-зап. Гималаи). Восточная граница ареала неясна; вид, очевидно, не доходит до Непала (Browicz, Zieliński, 1982).

г) **J. excelsa Bieb. subsp. turcomanica (B. Fedtsch.) Imch. comb. nov.** — *J. turcomanica* B. Fedtsch. 1932, Фл. Туркм. 1, 1 : 14, фиг. 8; Ком. 1932, Бот. журн. 17, 5—6 : 481; он же, 1934, Фл. СССР, 1 : 187; Пахом. 1968, Опред. раст. Ср. Азии, 1 : 25; Riedl, 1968, Fl. Iran. 50 : 5, p. p., quoad pl. turcom.; Соколов и др., 1977, Ареалы дер. и куст. СССР, 1 : 39, карта 16А. — *J. macropoda* Boiss. 1884, Fl. Or. 5 : 709, p. min. p., excl. typo, quoad specim. pers. Bunge («inter Meschеd et Herat»). — *J. excelsa* Bieb. var. *polycarpos* Silba, 1984, Phytol. Mem. 7 : 34, p. p., quoad syn. *J. turcomanica* B. Fedtsch. — *J. polycarpos* auct. non C. Koch : Б. Федч. 1915, цит. соч. : 37, p. p., quoad pl. e Kopetdag et Balchan major.

Описан из Туркмении. Лектотип: Копетдаг, «Джелила [Джалила], скалы, 3 V 1912, № 148, Д. П. Гедеванов и Д. А. Драницын» (LE!).

На каменистых, щебнистых, реже мелкоземистых склонах; в нижнем и среднем горном поясе, 250—2800 м над ур. м. Образует арчевые редколесья.

Распространение. Туркмения: Большой и Малый Балханы, Копетдаг на восток до Гяурса.

Общее распространение. Сев. Иран, Афганистан (пров. Герат).

## КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДВИДОВ *J. EXCELSA* BIEB.

1. Однодомные деревья 10—15 (20) м выс.; кора темно-серая; побеги очень тонкие, 0.6—0.8 мм толщ., короткие, почти двусторонние; листья сизые, мелкие, до 1—1.5 мм дл., прижатые, на верхушке слегка отстоящие . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . a) subsp. *excelsa*.

+ Двудомные (очень редко однодомные) деревья или кустарники, 4—10 (до 18—20) м выс.; кора красноватая или красновато-серая; побеги 0.9—1.5 мм толщ., ровные или четкообразные; листья зеленые или желтовато-зеленые и слабосизоватые, 1—2 мм дл., толстоватые, плотно прижатые . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 2.

2. Семена чаще в числе 2—3 (реже 4, редко 1, 5—8) в каждой шишкоягоде, 6—8 мм дл. и 5—6.5 мм шир.; листья острые, реже притупленные, с продолговатой, реже продолговато-эллиптической смоляной железкой . . . . . . . . . . . . . . c) subsp. *seravschanica* (Kom.) Kitam. ex R. Kam.

+ Семена обычно в бо́льшем числе в шишкоягоде и более мелкие; листья тупые, притупленные или заостренные . . . . . . . . . . . . . . 3.

3. Семена чаще в числе 4—6 (реже 3, 7, 8, редко 1—2, 9) в каждой шишкоягоде, 5—6.5 мм дл. и 4—5 мм шир., в верхней части лопатчатые или приостренные, с изогнутой, реже прямой верхушкой; листья тупые или притупленные, реже заостренные, с эллиптической или продолговато-эллиптической смоляной железкой . . . b) subsp. *polycarpos* (C. Koch) Takht.

+ Семена чаще в числе 3—4 (реже 5, редко 2) в каждой шишкоягоде, 5—6.5 мм дл. и 3—5.5 мм шир., в верхней части тупые или округленные, реже заостренные, с прямой (редко слегка изогнутой) верхушкой; листья заостренные или притупленные, с эллиптической или округлой смоляной железкой . . . . . . . . . d) subsp. *turcomanica* (B. Fedtsch.) Imch.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Вульф Е. В.* Флора Крыма. Л. : Б. и., 1927. Т. 1, вып. 1. 54 с. — *Габлицл К. И.* Физическое описание Таврической области по ее местоположению и по всем трем царствам природы. СПб., 1785. 198 с. — *Габриэлян Э. Ц.*, *Денисова Л. В.*, *Камелин Р. В.* и др. Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л.: Наука, 1975. 204 с. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа. 2-е изд. Баку : Изд-во Аз ФАН, 1939. 402 с. — *Караваев М. Н.*, *Губанов И. А.*, *Шведчикова Н. К.* Аутентичные образцы новых видов Ф. Биберштейна, хранящиеся в Гербарии Московского университета (MW) // Нов. сист. высш. раст. 1977. Т. 14. С. 256—267. — *Кнорринг О. Э.*, *Минквиц З. А.* Растительность Аулие-Атинского уезда Сыр-Дарьинской области // Тр. почв.-ботан. экспед. по исслед. колониз. районов Азиат. России. 1912. Ч. 2. Ботан. исслед. 1909 г. Вып. 6. С. 1—202. — *Комаров В. Л.* Можжевельник, верес — *Juniperus* L. // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Т. 1. С. 174—191. — *Меницкий Ю. Л.* Обзор видов рода *Thymus* L. (*Lamiaceae*) флоры Кавказа // Нов. сист. высш. раст. 1986. Т. 23. С. 117—142. — *Тахтаджян А. Л.*, *Федоров Ан. А.* Флора Еревана. Определитель дикорастущих растений Араратской котловины. 2-е изд. Л.: Наука, 1972. 394 с. — *Bieberstein F. A. M.* Beschreibung der Länder zwischen den Flüssen Terek und Kur am Caspischen Meere. Mit einem botanischen Anhang. Frankfurt/ M., 1800. 211 S. — *Bieberstein F. A. M.* Flora Taurico-Caucasica exhibens stirpes phanerogamas, in Chersoneso Taurica et regionibus Caucasicis sponte crescentes. Charkoviae, 1808. T. 2. 477 p. — *Browicz K.*, *Zieliński J.* Chorology of trees and shrubs in South-West Asia and adjacent regions. Warszawa—Poznań, 1982. Vol. 1. 172 p. — *Kerfoot O.*, *Lavranos J. J.* Studies in the flora of Arabia. X : *Juniperus phoenicea* L. and *J. excelsa* M. Bieb. // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1984. Vol. 41, N 3. P. 483—489. — *Meikle R. D.* Flora of Cyprus. Kew, 1977. Vol. 1. 832 p. — *Pallas P. S.* Flora Rossica. Petropoli, 1789 (1788). T. 1, pt 2. 114 p. — *Pallas P. S.* Catalogue des espèces de végétaux spontanées observées en Tauride. St. Petersbourg, 1795. P. 44—59. — *Riedl H.* Cupressaceae // Rechinger K. H. Flora Iranica. Graz, 1968. N 50. 10 p. — *Silba J.* An international census of the *Coniferae*, I // Phyt. Mem. 1984. Vol. 7. 79 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 21 VII 1989.

УДК 582.579 (571.1/5)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 3

### В. М. Доронькин

# ОБЗОР СИБИРСКИХ ВИДОВ РОДА *IRIS* (*IRIDACEAE*)

## V. M. DORONKIN. THE SYNOPSIS OF SIBERIAN SPECIES OF THE GENUS *IRIS* (*IRIDACEAE*)

На сибирском материале уточнена наиболее признанная в настоящее время система рода *Iris* (Родионенко, 1961). Род *Iris* в Сибири представлен 5 подродами, 9 секциями, 14 сериями. Выделены и описаны новая секция и 5 серий. Сделаны 3 номенклатурные комбинации.

Первую систему рода *Iris* L. предложил C. Linnaeus (1753). Он разделил все известные в ту пору виды на две группы: «бородатые» (*Barbatae*) — с волосками на наружных долях околоцветника и «безбородые» (*Imberbis*) — без волосков на наружных долях околоцветника. Позднее эта система усовершенствовалась (Tausch, 1823a, б; Spach, 1846a, b; Baker, 1876, 1877, 1892; Bentham, 1883; Dykes, 1913; Lawrence, 1953). В настоящее время наиболее детально разработана система, предложенная Г. И. Родионенко (1961). Она основана на широком круге признаков, используемых при характеристике видов. Автор разделяет род на 6 подродов, 10 секций (из них одна новая), 18 серий (из них 5 новые). Кроме того, им выделены и восстановлены роды, включавшиеся в род *Iris* ранее. После выхода работы Родионенко доказано, что подроды *Nepalensis* (Diels)

G. Lawr. (Schulze, 1969), *Pardanthopsis* (Hance) Baker (Lenz, 1972; Доронькин, 1987) и секция *Unguicularis* (Diels) Rodion. (в Сибири не представлена) (Schulze, 1965; Шнеер, Кутявина, 1988) обладают родовой самостоятельностью. Установлено также, что в подсекции *Ensatae* Diels в связи с номенклатурной путаницей используется неверное название. Типовая секция не подвергалась ревизии и поэтому оказалась весьма полиморфной. Потребовал уточнения состав секции *Hexapogon* (Bunge) Baker em. Rodion., а также подсекций *Regelia* (Dykes) Rodion. и *Pseudoregelia* (Dykes) G. Lawr. Так, J. J. Taylor (1976) обоснованно выделил из секции *Hexapogon* часть видов в новую секцию *Psammiris* (Spach) Taylor.

В связи с подготовкой серийного издания «Флора Сибири» было предпринято детальное таксономическое исследование сибирских ирисов. При этом автором подвергнуты ревизии все доступные гербарные материалы, проведены наблюдения за видами в природе в большинстве регионов Сибири. Дополнительно произведены цитологические и палинологические исследования. Изучение форм и скульптуры поверхности пыльцевых зерен дало достоверную основу для выделения внутриродовых таксонов. Все это позволило внести ряд корректив в систему рода.

Gen. *Iris* L. 1753, Sp. pl. : 38.[1]

Subgen. 1. *Limiris* (Tausch) Spach em. Rodion. 1846a, Ann. Sci. Nat. (Paris), 3, 5 : 99; id. 1846b, Hist. Nat. Veg. (Phan.) 13 : 36; Родионенко, 1961, Род Ирис — *Iris* L. : 185. — Sect. *Imberbis* (L.) Ledeb. 1853, Fl. Ross. 4 : 93, p. p. — Sect. *Inuberbis* Turcz. 1856, Fl. baic.-dah. 2, 2 : 192. — Typus: *I. sibirica* L.

Корневище ветвистое, в основном погружено в почву, прикрыто волокнистыми остатками листовых влагалищ. Наружные доли околоцветника от овальных до обратнояйцевидных, отогнутые вниз; без «бородки» из многоклеточных волосков или гребневидного выроста; ноготок уплощенный, косо вверх направленный. Нектар изливается на основание наружных долей околоцветника или внутрь трубки околоцветника, но не выступает на поверхность наружной стенки трубки. Коробочки цилиндрические или тупо трехгранные, изредка с выступающими не сближенными попарно ребрами; при созревании раскрываются тремя расходящимися створками. Семена с ариллоидом или без него. Экзина пыльцевых зерен мелкосетчатая, мембрана гладкая.

Sect. 1 *Limniris.*

Рыхло- или плотнодерновинные растения с корневищем до 2 см диам. Цветонос многоцветковый, хорошо выражен, в основном округлый, иногда слегка сдавленный. Листья от линейных до широколинейных, мягкие. Листочки обвертки в основном травянистые, без резко выдающихся жилок. Нектар изливается только внутрь трубки околоцветника, которая опадает после увядания. Коробочка от овальной до продолговатой формы, с небольшим носиком. Семена без придатка.

Ser. 1. *Sibiricae* (Diels) G. Lawr. 1953, Gent. Herb. 8, 4 : 359. — Typus: *I. sibirica* L.

Цветонос внутри полый. Воздушные полости в листьях отсутствуют. Семена сжатые, в очертании полуокруглые. Все доли околоцветника хорошо развитые.

Species: 1) *I. sibirica* L.; 2) *I. sanguinea* Donn.

Среди сибирского материала встречаются растения *I. sanguinea* с аномальными околоцветниками, которые необходимо выделить как **I. sanguinea Donn f. tetrapetala Doronkin, f. nov.** — Externus perianthii lacinia tetra. — Typus:

---

[1] Характеристика, номенклатура рода и синонимия подродов, секций, серий дана в работе Родионенко (1961); только в случае уточнений приведены дополнительные сведения.

Transbaicalia, in 200 leucis rossicis ab Nertschinssk, apud aggri ferroviari, 1911. M. Nasarov (MW).

Наружных долей околоцветника четыре.

Ser. 2. *Laevigatae* (Diels) G. Lawr. 1953, l. c. : 361. — Typus: *I. laevigata* Fisch. et Mey.

Цветонос внутри выполненный. В листьях имеются воздушные полости (увел.). Семена овальные, плоско сдавленные, с рыхлой кожурой, без крыловидного выроста. Все доли околоцветника более или менее развиты.

Species: 3) *I. laevigata* Fisch. et Mey.; 4) *I. pseudacorus* L.

**Ser. 3. Xyphophyllae (Amechin) Doronkin, stat. nov.** — subsect. *Xyphophyllae* Amechin, 1988, Бот. журн., 73, 11 : 1599. — ser. *Laevigatae* (Diels) G. Lawr., p. p. — Typus: *I. ensata* Thunb. (=*I. kaempferi* Siebold ex Lem.).

Species: 5) *I. ensata* Thunb.

О. А. Амёхин (1984, 1985) в результате анатомического исследования видов касатиков серии *Laevigatae* установил, что в листьях *I. laevigata* и *I. pseudacorus* имеются воздушные полости, которые отсутствуют в листьях у *I. ensata*. По морфологии плодов, семян, характеру корневища *I. ensata* также отличается от упомянутых выше видов серии *Laevigatae*. Эти признаки, по нашему мнению, имеют лишь ранг серии, а не подсекции, как считает Амёхин (1988).

Ошибочное отнесение в 1867 г. F. Klatt (Родионенко, 1977) этого вида к видам из родства *I. lactea* Pall. s. l., произрастающих на солончаках, было исправлено G. Koidzumi (1925), но долго не учитывалось во флористических и систематических работах.

Для *Iensata* приводятся различные числа хромосом: 2n=24, 40 (Хромосомные. . ., 1969; Соколовская, Пробатова, 1985). По всей вероятности, диплоидное число 2n=40 относится к группе солончаковых видов, из родства *I. lactea* Pall. У *I. ensata* 2n=24.

Ser. 4. *Tripetalae* (Diels) G. Lawr. 1953, l. c. : 363. — Typus: *I. tridentata* Pursh.

Цветонос внутри выполненный. Воздушные полости в листе отсутствуют. Семена косояйцевидные, с небольшим килем, с гладкой, легко обламывающейся кожурой. Внутренние доли околоцветника недоразвитые, заканчивающиеся острием.

Species: 6) *I. setosa* Pall. ex Link: a) subsp. *setosa*; b) subsp. *interior* (E. Anders.) Hult.

Sect. 2. *Ioniris* (Spach) Rodion. 1961, цит. соч. : 190. — Sect. *Inuberbis* Turcz. 1856, l. c. : 192, p. p. — Typus: *I. ruthenica* Ker-Gawl.

Мелко- и рыхлодерновинные растения. Корневище ветвистое, шнуровидное, 3—5 мм диам. Цветонос одноцветковый, обычно хорошо развит. Листья линейные, мягкие. Листочки обвертки пергаментовидные, без выдающихся жилок. Нектар изливается внутрь трубки околоцветника. Коробочка шаровидная, с небольшим носиком. Семена с мелким, при намокании ослизняющимся ариллоидом.

Ser. 1. *Rhuthenicae* (Diels) G. Lawr. em. Rodion. 1953, l. c.: 360, p. p.; Родионенко, 1961, цит. соч. : 190. — Typus: *I. ruthenica* Ker-Gawl.

Цветонос не превышает листья. Коробочка шаровидная, вскрывается тремя широко расходящимися створками.

Species: 7) *I. ruthenica* Ker-Gawl.: a) subsp. *ruthenica*; b) subsp. *brevituba* (Maxim.) Doronkin; 8) *I. uniflora* Pall. ex Link.

Subgen. 2. *Eremiris* Spach, 1846a, Ann. Sci. Nat. (Paris) 3, 5 : 97; id. 1846b, Hist. Nat. Veg. (Phan.) 13 : 34. — Sect. *Imberbis* (L.) Ledeb. 1853, l. c. : 93, p. p. — Sect. *Inuberbis* Turcz. 1856, l. c. : 192, p. p. — Subsect. *Ensatae* Diels 1930 in Engl. et Prantl, Nat. Pflanzenfam., Aufl. 2, 15a : 502; Родионенко, 1961, цит. соч. : 189. — Lectotypus: *I. lactea* Pall.

Корневище коротко ветвистое, образует крупную плотную дерновину, прикрытую грубо расщепленными, коричнево-красными волокнистыми остатками листовых влагалищ. Наружные доли околоцветника продолговатые или обратноланцетные, б. м. отогнутые вниз, без «бородки» из многоклеточных волосков; ноготок уплощенный, косо вверх направленный. Нектар просачивается на внешнюю сторону у основания наружных долей околоцветника. Коробочки цилиндрические с нечетко выраженными, не попарно сближенными ребрами, при созревании раскрываются тремя расходящимися створками. Семена без ариллоида. Экзина пыльцевых зерен крупносетчатая, мембрана гладкая.

Автор подрода E. Spach (1846a, b) типа не приводит. Нам кажется, в качестве лектотипа следует считать *I. lactea* Pall.

Виды, включенные в этот подрод, немногочисленны, но стоят весьма обособленно в системе рода. Они имеют особенности в выделении нектара, анатомии листьев (сосковидные выступы на эпидермисе), семян (столбчатый эпидермис кожуры). Все виды подрода произрастают в основном на засоленных почвах.

Koidzumi (1925) доказал, что восточно-азиатский вид, ранее называемый *I. kaempferi*, — более поздний синоним *I. ensata* Thunb. Солончаковые виды, не имеющие ничего общего с *I. ensata*, должны иметь другие приоритетные названия. Это обстоятельство потребовало внести номенклатурные изменения в системе рода. Нами восстановлен подрод *Eremiris*, выделена новая секция и серия.

**Sect. 1. Haloiris Doronkin, sect. nov.** — Subsect. *Ensatae* Diels, 1930, l. c. : 502. — Plantae densicaespitosae. Rhizoma circa 1 cm diam., breviter ramosum. Pedunculus multiflorus, bene evolutus teres. Folia linearia, rigida; cum cuticula mammiformiter elevata (sub lente valida). Bractea pergamacea, indistincte nervosa. Perigonii tubus subnullus nectari percolato. Capsula oblonga, rostrata. Semina exappendiculata, spermodermate firmo, epidermide crasso vallari (sub lente valida) — Lectotypus: *I. lactea* Pall.

Плотнодерновинные растения. Корневище ок. 1 см диам., коротко ветвистое. Цветонос многоцветковый, хорошо выраженный, округлый. Листья линейные, жесткие, с сосковидными выступами (увел.). Листочки обвертки пергаментовидные, без четко выдающихся жилок. Трубка околоцветника практически отсутствует, нектар просачивается наружу. Коробочка продолговатая, с носиком. Семена без придатка, семенная кожура прочная, с толстым столбчатым эпидермисом (увел.).

**Ser. 1. Lacteae Doronkin, ser. nov.** — Plantae densicaespitosae. Folia rigida, incrassata, loriforma. Vaginae foliarum grosse fissae, atrobrunneo-rubrae. — Typus: *I. lactea* Pall.

Плотнодерновинные растения. Листья жесткие, утолщенные, ремневидные. Влагалища листьев грубо расщепленные, темно-коричнево-красные.

Species: 9) *I. lactea* Pall.; 10) *I. biglumis* Vahl; 11) *I. pallasii* Fisch.

**Subgen. 3. Tenuifoliae (Diels em. Rodion.) Doronkin, stat. nov.** — Subsect. *Tenuifoliae* Diels, 1930, l. c.: 501; Родионенко, 1961, цит. соч. : 189. — Ser. *Tenuifoliae* (Diels) G. Lawr. 1953, l. c.: 360. — Sect. *Imberbis* (L.) Ledeb. 1853, l. c.: 93, p. p. — *Cryptobasis* Nevski, 1937, Тр. БИН АН СССР, сер. 1, 4 : 331. — Typus: *I. tenuifolia* Pall.

Корневище образует дерновину, прикрытую размочаленными остатками листовых влагалищ. Наружные доли околоцветника голые, обратнояйцевидные, отогнутые вниз, ноготок уплощенный, косо вверх направленный. Нектар изливается в длинную трубку околоцветника, не выступая каплями на поверхность наружной стенки трубки околоцветника. Коробочки от овальной до продолговатой формы, с носиком, иногда довольно крупным, изредка с выступающими, не сближенными попарно ребрами, при созревании раскрывающиеся тремя слегка расходящимися створками. Семена без придатка. Экзина пыльцевых зерен крупносетчатая, мембрана гладкая.

Виды этого подрода имеют довольно специфический габитус, произрастают в пустынных и горных степях Центральной Азии и прилегающей к ней территории Советского Союза.

Sect. 1. *Tenuifoliae*

Typus: *I. tenuifolia* Pall.

Корневище ок. 0.5 см диам., коротко ветвистое, окружено остатками листовых влагалищ, образующими довольно плотную дерновину. Цветонос очень короткий. Листья 1.0—2.0 мм шир., узкие, жесткие, извилистые. Листочки обвертки пергаментовидные, без резко выдающихся жилок. Нектар изливается в трубку околоцветника. Коробочка шаровидная, с маленьким носиком. Семена без придатка.

Ser. 1. *Tenuifoliae* (Diels) G. Lawr. 1953, l. c.: 360. — Typus: *I. tenuifolia* Pall.

Прикорневые листья отмирают на одном уровне, производя впечатление подстриженных. Семена угловатые, с твердой прочной кожурой.

Species: 12) *I. tenuifolia* Pall.; 13) *I. loczyi* Kanitz.

**Sect. 2. Ventricosae (Rodion.) Doronkin, stat. nov.** — Ser. *Ventricosae* Rodion. 1961, цит. соч.: 189. — Typus: *I. ventricosa* Pall.

Корневище ок. 0.7 (1) см диам., образует дерновину. Цветонос развит, 2—3-цветковый, округлый. Листья 3.0—4.0 (8) мм шир., линейные, жесткие, прямые. Листочки обвертки вздутые, с отчетливо выступающими параллельными жилками или сетчато-нервные. Нектар изливается только внутрь трубки околоцветника. Коробочка продолговатая, иногда с довольно крупным носиком. Семена без придатка.

Ser. 1. *Ventricosae* Rodion. 1961, цит. соч.: 189. — Typus: *I. ventricosa* Pall.

Корневище коротко ветвистое. Цветок и плод находятся внутри крупных, сильно вздутых листочков обвертки.

Species: 14) *I. ventricosa* Pall.

Subgen. 4. *Xyridion* (Tausch) Spach em. Rodion. 1846a, l. c. : 94; 1846b, l. c.: 23; Родионенко, 1961, цит. соч.: 191. — Typus: *I. spuria* L.

Корневище ползучее, иногда ветвистое, в начале прикрыто остатками листовых влагалищ, затем оголяющееся, образует рыхлую куртинку. Наружные доли околоцветника бандуровидной формы, без «бородки» из многоклеточных волосков, отгиб округлый или продолговатый; ноготок желобчатый, простертый почти горизонтально. Нектар не только изливается внутрь трубки околоцветника, но и каплями проступает на наружной ее поверхности. Коробочки с длинным носиком и с 6 резко выступающими, попарно сближенными ребрами, при созревании расходящиеся на 3 створки. Семена без арилловидного придатка. Экзина пыльцевых зерен мелко- или крупносетчатая, мембрана с «рисунком», повторяющим фрагменты экзины.

Sect. 1. *Xyridion*

Родионенко, 1961, цит. соч. : 191; он же, 1977, Дек. трав. раст. 1 : 241. — Typus: *I. spuria* L.

Ноготок наружной доли околоцветника желобчатый, простертый почти горизонтально. Трубка околоцветника не более 20 мм дл. Семена сдавленные, от светло-коричневых до почти черных.

Ser. 1. *Spuriae* (Diels) G. Lawr. em. Rodion. 1953, l. c. : 361; Родионенко, 1961, цит. соч. : 192. — Ser. *Spuriae* Kem-Nath. 1951, Зам. по сист. и геогр. раст. Тбил. бот. инст. 16 : 2, nom. illegit. superfl. — Typus: *I. spuria* L.

Корневище толстое (ок. 1 см диам.), б. м. равномерно утолщено по всей длине, с небольшими вздутиями. Наружные доли околоцветника всегда голые.

Species: 15) *I. halophila* Pall.

**Ser. 2. Ludwigia Doronkin, ser. nov.** — Ser. *Gramineae* Rodion. 1961, цит. соч. : 192, p. p. — Rhizoma tenue (circa 0.5 cm diam.), ramis stoloniformibus.

Perigonii laciniae exteriores medio limbi ac unguis stria pilarum clavatorum flavorum ornatae. — Typus: *I. ludwigii* Maxim.

Корневище тонкое (ок. 0.5 см диам.), в виде столоновидных ответвлений. По середине ноготка и отгиба наружных долей околоцветника имеется полоска из булавовидных желтых волосков.

Species: 16) *I. ludwigii* Maxim.

Subgen. 5. *Iris*

Typus: *I. germanica* L.

Корневище в основном из коротких годичных звеньев, со временем оголяющихся и образующих рыхлую дерновину. Наружные доли околоцветника обратнояйцевидные, отогнутые вниз, с «бородкой» из многоклеточных волосков, с уплощенным, косо вверх направленным ноготком. Нектар изливается в трубку, не выходя на ее поверхность. Коробочки цилиндрические или овальные, изредка с выступающими, не сближенными попарно ребрами, при созревании расходящиеся у большей части видов боковыми щелями. Семена с ариллоидом или без него. Экзина пыльцевых зерен крупносетчатая, с гладкой мембраной, или бородавчатая.

Объем подрода *Iris* (=*Pogoniris* Baker, p. p.) принимается нами в соответствии с Родионенко (1961), но с учетом замечаний и уточнений, сделанных Taylor (1976).

Sect. 1. *Iris*

Родионенко, 1961, цит. соч. : 196; Taylor, 1976, Proc. Biol. Soc. Washington, 89, 5 : 413; Родионенко, 1977, цит. соч. : 248; Цвелев, 1979. Фл. европ. части СССР, 4 : 304. — Typus: *I. germanica* L.

Корневище из хорошо выраженных годичных звеньев. Наружные доли околоцветника однотонной окраски. Коробочки вскрываются, как правило, тремя расходящимися створками (иногда боковыми щелями, тогда центральная часть коробочки к моменту созревания имеет разрывы). Семена без придатка (ариллоида). Экзина пыльцевых зерен бородавчатая.

J. Baker (1876) разделил «бородатые» ирисы на ряд групп (strips), но эффективно не обнародовал (n. nud.). G. H. M. Lawrence (1953, 1959), руководствуясь результатами цитологических и систематических исследований, проведенных L. F. Randolph (1948), разделил секцию на две серии — *Pumilae* и *Elatae*. К первой он отнес виды с высотой цветоноса не более 10 см (3 дюйма), а также без выраженного цветоноса или с неветвистым облиственным цветоносом. Серия *Elatae* включает более высокие виды (выше 10 см) с облиственными ветвистыми цветоносами. Это разделение Родионенко (1961) в своей работе не принял. Г. Т. Шевченко (1980) в обзоре видов касатиков европейской части СССР и Предкавказья секцию *Iris* разделила на 3 подсекции. По нашему мнению, наиболее обосновано разделение секции, проведенное Lawrence (1953), которому мы следуем.

Ser. 1. *Pumilae* (Baker) G. Lawr. 1953, l. c. : 353; Baker, 1876, Gard. Chron. nov. ser. 3, 6 : 647, p. p., n. nud. — Subsect. *Pumilae* (Baker) Schevcz. 1980. Виды секции *Iris* рода *Iris* L. . . . . : Автореф. : 15. — Typus: *I. pumila* L.

Наружные прикорневые листья серповидно изогнутые. Трубка околоцветника длинная, в несколько раз длиннее завязи. Коробочки раскрываются боковой щелью, центральная плацентарная часть к этому времени разрывается.

Species: 17) *I. glaucescens* Bunge.

Sect. 2. *Psammiris* (Spach) Taylor, 1976, l. c. : 417. — Subgen. *Psammiris* Spach 1846a, l. c. : 110, p. p.; id. 1846b, l. c. : 69, p. p. — Sect. *Regelia* Dykes, 1913, l. c. : 123, p. p. — Subsect. *Regelia* (Dykes) Rodion. 1961, цит. соч. : 198, p. p., nom. illigit. superfl.; id. 1977, цит. соч. : 258, p. p., nom. illigit. superfl. — Sect. *Pogoniris* (Spach) Baker, 1876, l. c. : 647, p. p.; Федченко, 1935, Фл. СССР, 4 : 542, p. p., ut «sect. *Pogoniris* Baker, 1877» — Subsect. *Hexapogon* (Bunge ex

Alef.) Benth. 1883 in Benth. et Hooker f., Gen. Pl. 3 : 687, p. p.; G. Lawr. 1953, l. c. : 354 — Typus: *I. humilis* Georgi.

Корневище короткое или ползучее, стелющееся в виде столонов. Цветки однотонные (редко со слегка окрашенными жилками). Коробочки вскрываются боковыми щелями, центральная часть перегородки к моменту созревания цельная. Семена с ариллоидом. Экзина пыльцевых зерен крупносетчатая.

**Ser. 1. Humiles Doronkin, ser. nov.** — Rhizoma repens caespites laxos formans. Pedunculus evolutus flores pedicellati. Perigonii tubus limbo brevior. — Typus: *I. humilis* Georgi.

Корневище ползучее, образующее рыхлые дерновины. Цветонос выражен, цветки на цветоножках. Трубка околоцветника короче отгиба.

Species: 18) *I. humilis* Georgi; 19) *I. bloudowii* Ledeb.

**Ser. 2. Potaninia Doronkin, ser. nov.** — Rhizoma breve caespites densos formans. Pedunculus brevis, flores subsessiles. Perigonii tubus limbo longior. — Typus: *I. potaninii* Maxim.

Корневище короткое, образующее плотные дерновины. Цветонос короткий, цветки почти сидячие. Трубка околоцветника превышает по длине отгиб.

Species: 20) *I. potaninii* Maxim.

Среди сибирских растений встречены экземпляры, произрастающие на песках, морфологически отличающиеся от типовых. Ошибочно такие экземпляры были отнесены к *I. bloudowii* Ledeb. (Сергиевская, 1972: 48). Встречены такие же растения и в Тувинской АССР (Эрзинский район). Эти растения мы выделяем в особую разновидность **I. potaninii Maxim. var. arenaria Doronkin, var. nov.**— Rhizoma typico laxius. Vagina foliaris subfibroso-dissoluta, cinereo-alba. Capsulae magnae (ultra 2 cm in diam.). — Typus: Transbaicalia, in adjacentibus urbis Troizkosawsk, Schtab-lekarskaja zaimka in 10 leucis rossicis ab urbis, 21 V 1915. T. Michno (TK).

Sect. 3. *Pseudoregelia* Dykes, 1913, l. c. : 129; Taylor, 1976, l. c. : 418. — Sect. *Pseudoevansia* (Baker) Lynch, 1904, Bk. *Iris* : 55, n. nud. — Sect. *Pogoniris* (Spach) Baker, 1876, l. c. : 647, p. p.; Федченко, 1935, цит. соч. : 542, p. p, ut «sect. *Pogoniris* Baker» — Subsect. *Pseudoregelia* (Dykes) G. Lawr. 1953, l. c. : 356. — Subsect. *Regelia* (Dykes) Rodion. 1961, цит. соч. : 198, p. p., nom. illegit. superfl. — Typus: *I. kamaonensis* Wall. ex D. Don.

Корневище коротко разветвленное, образует мелкие плотные дерновины. Наружные и внутренние доли околоцветника двуцветной (пятнистой) окраски. Коробочки вскрываются боковыми щелями, к моменту созревания центральная часть не разрывается. Семена с придатком (ариллоидом). Экзина пыльцевых зерен бородавчатая.

Виды секции *Pseudoregelia* преимущественно горные, часто альпийские, они произрастают на севере и востоке Гималаев и Непала, в Тибете, Монголии, а также на юге Восточной Сибири и горного Алтая.

**Ser. 1. Tigridiae Doronkin, ser. nov.** — Radices incrassatae, rugosae, griseae. Pedunculi unacum foliis paleaceis folia radicalia haud superantes. Perigonium emarcidum spiraliter contortum, cyano-griseum. — Typus: *I. tigridia* Bunge.

Корни утолщенные, морщинистые, серые. Листочки, расположенные на цветоносе, пленчатые. Цветоносы не превышают по длине прикорневые листья. Завядший околоцветник в виде спирали, сине-серый.

Species: 21) *I. tigridia* Bunge; 22) *I. ivanovae* Doronkin

Таким образом, 22 сибирских вида и 2 подвида рода *Iris* L. принадлежат 5 подродам, 9 секциям, 14 сериям.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Амёхин О. А.* Анатомические особенности листа группы ирисов секции *Limniris* Tausch // I Всесоюз. конф. по анатомии раст. (Ленинград, окт. 1984 г.). Л., 1984. С. 5. — *Амёхин О. А.* О систематическом положении *Iris ensata* Thunb. // Тр. 7-й конф. мол. ученых БИН АН СССР (Ленинград, апр. 1984 г.). Л., 1985. С. 37—40. Деп. в ВИНИТИ 10.09. 85, № 6591—85. — *Амёхин О. А.* Новый таксон рода *Iris* (*Iridaceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 11. С. 1599. — *Доронькин В. М.* *Iris dichotoma* Pall. и его место в системе семейства *Iridaceae* Juss. // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1987. Вып. 1. С. 6—9. — *Родионенко Г. И.* Род Ирис — *Iris* L. (вопросы морфологии, биологии и систематики). М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 216 с. — *Родионенко Г. И.* Род *Iris* L. — Ирис, или Касатик // Декоративные травянистые растения. Л.: Наука, 1977. Т. 1. С. 225—274. — *Сергиевская Л. П.* Флора Забайкалья. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1972. Вып. 4. 70 с. — *Соколовская А. П.*, *Пробатова Н. С.* Числа хромосом сосудистых растений из Приморского края, Камчатской области, Приамурья и Сахалина // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 7. С. 997—999. — *Хромосомные* числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л.: Наука, 1969. 926 с. — *Шевченко Г. Т.* Виды секции *Iris* рода *Iris* L. европейской части СССР и Предкавказья: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1980. 22 с. — *Шнеер В. С.*, *Кутявина Н. Г.* О положении видов *Iris lazica* Alb. и *Iris unguicularis* Poir в системе рода *Iris* L. // Актуальные вопросы ботаники в СССР: Тез. VIII Делег. съезда ВБО. Алма-Ата: Наука, 1988. С. 39—40. — *Baker J. G.* A sinopsis of the known species of *Iris* incl. *Xiphion* // Gard. Chron. 1876. Ser. 5. P. 526—788; Ser. 6. P. 37—775. — *Baker J. G.* Systema *Iridacearum* // J. Linn. Soc. London. 1877. T. XVI. P. 136—146. — *Baker J. G.* Handbook of the *Iridaceae*. London: George Bell and Sons, 1892. 247 p. — *Bentham G. Iris* // Bentham G., Hooker J. D. Genera Plantarum. London, 1883. Vol. 3, pt. 2. P. 686—687. — *Dykes W.* The genus *Iris*. UK: Cambridge University Press, 1913. 245 p. — *Koidzumi G.* Contributiones ad floram Asiae orientalis // Bot. Mag. Tokyo. 1925. Vol. 39. P. 299—318. — *Lawrence G. H. M.* A reclassification of the genus *Iris* // Gentes Herb. 1953. Vol. 8, N 4. P. 346—371. — *Lawrence G. H. M.* Garden Irides. The American Iris Society, St. Louis, 1959. 575 p. — *Lenz L. W.* The status of *Pardanthopsis* (*Iridaceae*) // Aliso. 1972. Vol. 7, N 4. P. 401—403. — *Linnaeus C.* Species plantarum. Stockholm, 1753. T. 1. 560 p. — *Randolph L. F.* Revised classification of the bearded *Iris* // Bull. Amer. Iris Soc. 1948. N 109. P. 3—8. — *Schulze W.* Siphonostylis, eine neue Gattung der *Iridaceae*. // Öster. Bot. Zeitschr. 1965. Bd 112. S. 331—343. — *Schulze W.* Beiträge zur Pollenmorphologie der Gattung *Iris* L. // Feddes Repert. 1969. Bd 81, Hf. 8—9. S. 507—517. — *Spach E.* Revisio generis *Iris*. // Ann. Sci. Nat. (Paris). 1846a. Ser. 3. T. 5. P. 89—111. — *Spach E.* Revisio generis *Iris* // Hist. Nat. Veg. (Phan.). 1846b. Th. 13. P. 18—71. — *Tausch I. F.* Hortus Canalius, seu plantarum rariorum. Praha, 1823a. T. 1. 44 p. — *Tausch I. F.* Iride // Schultes J. A. Additam. Mantis. Stuttgart, 1823b. T. 2. P. 369—380. — *Taylor J. J.* A reclassification of *Iris* species bearing arillate seeds // Proc. Biol. Soc. Washington, 1976. Vol. 89, N 35. P. 411—420.

Центральный сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 19 X 1988.

---

УДК 005 : 576.16 : 582.675.1 (235.222)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 3

### Ю. А. Котухов

# НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *THALICTRUM* (*RANUNCULACEAE*) ИЗ ЮЖНОГО АЛТАЯ

### Ju. A. KOTUKHOV. THE NEW SPECIES OF THE GENUS *THALICTRUM* (*RANUNCULACEAE*) FROM THE SOUTHERN ALTAI

Описаны два новых вида из рода *Thalictrum* по материалам с юго-востока Южного Алтая.

**Thalictrum bykovii Kotuch. sp. nov.** — Planta perennis 25—60 cm alta, breviter glanduloso-pubescens, rhizomate abbreviato et radicibus fibrillosis numerosis. Caules erecti vel basi plus minusve ascendentes, tenuisulcati, rubescentes, regulariter foliosi. Folia petiolata, 4—14 cm lg., 5—12 cm lt., basi stipulis squamiformibus fuscis; laminae tripinnatifidae vel triternatae, ambitu late ovatae vel late reniformes; foliola 10—16 mm lg., 8—14 mm lt., late reniformia vel late obovata et partim obliqua, basi leviter emarginata vel rotundata, rarius cuneata, apice inaequaliter et breviter dentato-lobata, subtus glaucescentia; lobi obtusi vel breviter acuminati. Inflorescentia paniculata, laxa, (4.5) 9—22 (28) cm lg. Flores in numero 1—2 in pedicellis tenuibus 8—17 mm lg. basi foliolis terminalibus sessilibus membranaceis inaequaliter incisis 1.5—2.5 mm lg. Tepala 3.5—5 mm lg., 1.5—2.5 mm lt., in numero 4—5, subhyalina, virescenti-flava, oblongo-elliptica, cymbiformiter curvata, rotundata, integerrima; stamina numerosa, longa, dependentia; antherae lineares, 2—2.1 mm lg., glanduloso-pubescentes, apice mucrone ad 0.3 mm lg.; filamenta 3.5—5 mm lg., tenuia, flexuosa. Carpella 3.5—4 mm lg., sessilia, oblongo-elliptica, valde costata, punctato-glandulosa, rostro recurvo.

Typus: Altai Australis, brachia orientalia jugi Azutau, locus Orta-Terekty, in viciniis pag. Alexeevka, microdeclivitas orientalis, prata substepposa frutitosa, 14 VI 1984, J. Kotuchov (LE, isotypi — LE, AA).

Affinitas. A specie *T. kuhistanicum* Ovcz. et Koczk. dimensionibus minoribus (25—60, non 50—80 cm alta), pubescentia glandulosa plantae totius, inflorescentia majore (vulgo 9—22, non 10—12 cm lg.), forma et magnitudine carpellorum differt.

Area geographica. Montes Altai Australis.

Многолетнее растение 25—60 см выс., коротко железисто-опушенное, с укороченным толстым корневищем и обильными ветвящимися корнями. Стебли прямые или при основании более или менее восходящие, тонкобороздчатые, красноватые, равномерно олиственные. Листья черешковые, 4—14 см дл., 5—12 см шир., у основания с чешуевидными, бурыми прилистниками; пластинки их трижды перистые или трижды тройчатые, в очертании широкояйцевидные или широкопочковидные; листочки 10—16 мм дл., 8—14 мм шир., широкопочковидные или широко-обратнояйцевидные и отчасти косые, у основания слегка выемчатые или закругленные, реже клиновидные, на верхушке неравно- и коротко зубчато-лопастные, снизу сизоватые; лопасти тупые или с коротким остроконечием. Соцветие метельчатое, рыхлое, (4.5) 9—22 (28) см дл. Цветки по 1—2 на тонких ножках 8—17 мм дл., у основания с сидячими перепончатыми, неравно надрезанными верхушечными листьями 1.5—2.5 мм дл. Листочки околоцветника 3.5—5 мм дл., 1.5—2.5 мм шир., в числе 4—5, почти пленчатые, зеленовато-желтые, продолговато-эллиптические, ладьевидно согнутые, закругленные, цельнокрайные. Тычинки многочисленные, длинные, свисающие; пыльники линейные, 2—2.1 мм дл., железистоопушенные, на верхушке с остроконечием до 0.9 мм дл; нити 3.5—5 мм дл., тонкие, извилистые. Плодики 3.5—4 мм дл., сидячие, продолговато-эллиптические, резко ребристые, точечно-железистые, с отогнутым в сторону носиком.

Тип: Южный Алтай, восточные отроги хр. Азутау, гора Мраморная, средний пояс, 900—1100 м над ур. м., юго-восточный склон, остепненные кустарниковые луга, 14 VI 1984, Ю. Котухов (LE, изотипы — LE, AA).

Паратип (paratypus): Южный Алтай, хр. Азутау, уроч. Орта-Теректы, в окр. с. Алексеевка, восточный микросклон, остепненные кустарниковые луга, 14 VI 1985, Ю. Котухов (LE).

Родство. От *T. kuhistanicum* Ovcz. et Koczk. отличается меньшими размерами (25—60, а не 50—80 см выс.), железистым опушением всего растения, более крупным соцветием (обычно 9—22, а не 10—12 см дл.), формой и величиной плодиков.

Распространение. Горы Южного Алтая.

По-видимому, узколокальный эндемик юго-восточных отрогов хр. Азутау.

Название вида дано в честь Бориса Александровича Быкова, известного казахстанского геоботаника.

**Thalictrum saissanicus Kotuch. sp. nov.** — Planta perennis 45—80 (90) cm alta, breviter glanduloso-pubescens, rhizomate abbreviato crasso et radicibus fibrillosis flavescentibus sat crassis. Caules erecti, tenuicostati, regulariter foliosi, basi residuis numerosis foliorum emortuorum praediti. Folia petiolata, 18—35 cm lg., 10—30 cm lt., basi dilatata, amplexicaulia, stipulis squamiformibus fuscentibus margine incisis; laminae tripinnatifidae vel triternatae, ambitu late ovatae vel late reniformes; foliola (15) 20—27 mm lg., (8) 15—26 (35) mm lt., duriuscula, late reniformia vel late obovata et partim obliqua, basi leviter emarginata, rotundata, cuneiformia, rarius truncata, apice inaequaliter dentato-lobata, subtus laete viridia; lobi obtusi vel acuminati. Inflorescentia paniculata, laxa, 30—66 cm lg. Flores in numero 1—3, pedicellis crassis 3—5 mm lg., basi foliolis terminalibus sessilibus fuscescenti-viridibus duriusculis 1.5—2 mm lg. Tepala 2.5—3.5 mm lg., ad 2 mm lt., in numero 4, hyalina, flavescentia, oblongo-elliptica, cymbiformiter curvata, margine inaequidentata, apice rotundata. Stamina numerosa, erecta; antherae lineares, ad 2 mm lg., glabrae, apice acumine recto terminata; filamenta antheris duplo longiora, apice leviter dilatata. Carpella 2—3 mm lg., sessilia, oblongo-elliptica, valde costata, glabra vel glandulis paucis parvis tecta; rostrum rectum.

Typus: Altai Australis, promontoria austro-orientalia jugi Azutau, in viciniis pag. Bulgar-Tabaty, hibernaculum Sargalym, 560—700 m s. m., pratula sicca subsalsa, 2 VIII 1983, J. Kotuchov (LE, isotypi — LE, AA).

Affinitas. A. specie proxima *T. minus* L. pubescentia glandulosa plantae totius, stipulis minutis et carpellis minoribus (2—3, non 3—4 mm lg.) differt.

Area geographica. Depressio Saissanica, terra boreali-orientem versus a lac. Saissan disposita.

Многолетнее растение 45—80 (90) см выс., коротко железисто-опушенное, с укороченным толстым корневищем и желтоватыми довольно толстыми ветвящимися корнями. Стебли прямые, тонкоребристые, равномерно олиственные, при основании с многочисленными остатками отмерших листьев. Листья черешковые, 18—35 см дл., 10—30 см шир., при основании расширенные, стеблеобъемлющие, с чешуевидными, буроватыми по краю надрезанными прилистниками; пластинки их трижды перистые или трижды тройчатые, в очертании широкояйцевидные или широкопочковидные; листочки (15) 20—27 мм дл., (8) 15—26 (35) мм шир., жестковатые, широкопочковидные или широко-обратнояйцевидные и отчасти косые, у основания слегка выемчатые, закругленные, клиновидные, реже прямо срезанные, на верхушке неравнозубчато-лопастные, снизу светло-зеленые; лопасти тупые или с остроконечием. Соцветие метельчатое, рыхлое, 30—66 см дл. Цветки по 1—3, на толстых ножках 3—5 мм дл., у основания с сидячими буровато-зелеными, жесткими верхушечными листьями 1.5—2 мм дл. Листочки околоцветника 2.5—3.5 мм дл., до 2 мм шир., в числе 4, пленчатые, желтоватые, продолговато-эллиптические, ладьевидно согнутые, по краю неравнозубчатые, на верхушке закругленные. Тычинки многочисленные, прямостоячие; пыльники линейные, до 2 мм дл., голые, на верхушке с прямым остроконечием; нити в 2 раза длиннее пыльников, на верхушке слаборасширенные. Плодики 2—3 мм дл., сидячие, продолговато-эллиптические, резко ребристые, голые или с немногими мелкими железками; носик прямой.

Тип: Южный Алтай, юго-восточные предгорья хр. Азутау, в окр. сел. Булгар-Табаты, зимовка Саргалым, 560—700 м над ур. м., солонцеватые сухие луговины, 2 VIII 1983, Ю. Котухов (LE, изотипы — LE, AA).

Паратипы (paratypi): Южный Алтай, юго-восточное предгорье хр. Азутау, в районе горы Булгар-Табаты, солонцовые чиевники, 10 VIII 1983, Ю. Котухов (LE); Северное Призайсанье в окр. с. Карачилик, солонцеватые чиевники, 5 IX 1984, Ю. Котухов (LE); Южный Алтай, юго-восточное предгорье хр. Азутау, в окр. горы Булгар-Табаты, туранговая роща, среди чия, 14 IX 1985, Ю. Котухов (LE).

Родство. От близкого вида *T. minus* L. отличается железистым опушением всего растения, наличием очень мелких прилистников и более мелкими (2—3, а не 3—4 мм дл.) плодиками.

Распространение. Зайсанская котловина, восточная часть Северного Призайсанья.

По-видимому, узкий эндемик Северного Призайсанья.

Автор выражает благодарность Н. Н. Цвелеву за консультации и уточнение определений.

Алтайский ботанический сад АН КазССР,
Лениногорск.

Получено 10 V 1989.

---

УДК 582.998.4 (-924.72/.76)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 3

**В. Я. Николаев**

# ОБЗОР КАВКАЗСКИХ ВИДОВ *HIERACIUM* ПОДРОДА *HIERACIUM* — СЕКЦИИ *HIERACIUM, PANNOSA, SPARSIFLORA, GLAUCIFORMIA* (*ASTERACEAE*)

## V. J. NIKOLAEV. THE SYNOPSIS OF THE CAUCASIAN SPECIES *HIERACIUM*, THE SUBGENUS *HIERACIUM*, THE SECTIONS *HIERACIUM*, *PANNOSA*, *SPARSIFLORA*, *GLAUCIFORMIA* (*ASTERACEAE*)

Дан обзор кавказских видов рода *Hieracium* подрода *Hieracium*. В результате критического пересмотра видового состава этого подрода ястребинок из 166 видов, указанных для Кавказа во «Флоре СССР», нами признаны 48. В работе принято секционное подразделение рода А. Я. Юксипа (1960), за исключением искусственно созданной секции *Pseudostenotheca*, включающей виды разного родства. Объем секций несколько изменен. Ревизия предпринята для издания «Конспект флоры Кавказа». Районы даны по схеме, разработанной для этого издания А. Л. Тахтаджяном и Ю. Л. Меницким (Меницкий, 1986).

### *Hieracium* L.

Subgenus *Hieracium*: Boiss. 1875, Fl. Or. 3: 858; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4 : 376; H. W. Lack, 1977, Fl. Iran. 122 : 177. — *Hieracium* L. sensu str.: P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk. 5 : 696. — *Hieracium* subgen. *Euhieracium* Torr. et Gray, 1838, Fl. N.-Am. 2 : 575; Zahn, 1921, Pflanzenreich, 75, 4, 280 : 33; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 10, nom. illegit. — *Hieracium* subgen. *Archieracium* Fries, 1862, Epicr. 42.

Стеблей от одного до нескольких, простых или ветвистых. Побеги отсутствуют. Листья от цельнокрайных до надрезанно-зубчатых, розеточные обычно черешчатые, стеблевые сидячие или суженные в черешок. Язычки цветков желтые, редко зеленоватые или белые, голые или реснитчатые. Края альвеол общего цветоложа от коротко-зубчатых до длинно-бахромчатых. Семянки от 2.5 до 5 мм дл., с ребрышками, соединенными наверху кольцеобразным валиком; хохолок из ломких, неоднородных волосков, двурядный.

1. Ко времени цветения развиты прикорневые розеточные листья (за исключением *H. microtum* Boiss.); стеблевые листья немногочисленные . . . 2.
+ Ко времени цветения прикорневые розеточные листья отсутствуют или имеются в виде ложной розетки; стеблевые листья многочисленные . .20.
2. Покрывало шаровидное или яйцевидное; растения умеренно или густо опушенные; листья ланцетные или широколанцетные, зеленые . . . . 6.

+ Покрывало цилиндрическое; растения голые или мало опушенные (за исключением *H. svaneticiforme* (Litw. et Zahn) Juxip); листья узколанцетные, сизые или сероватые (Sect. 3. *Sparsiflora* G. Schneid.) . . . . . . . 3.

3. Розеточные листья отсутствуют; стеблевые листья полустеблеобъемлющие, с ушковидным основанием . . . . . . . . 19. *H. microtum* Boiss.

+ Розеточные листья имеются; стеблевые листья не стеблеобъемлющие (за исключением *H. macrolepis* subsp. *simplicicaule* (Somm. et Lev.) Zahn . . 4.

4. Розеточные листья суживающиеся в длинный черешок; стебель в верхней части часто ветвистый . . . . . . . . . 18. *H.* ×*pseudosvaneticum* Peter

+ Розеточные листья без черешка; стебель в верхней части не ветвистый . . 5.

5. Растения голые или мало опушенные; листочки обертки с немногими простыми и железистыми волосками . . . . . . . 16. *H. macrolepis* Boiss.

+ Растения опушенные; листочки обертки густо опушенные, с простыми и немногочисленными железистыми волосками . . . . . . . . . . . 17. *H. tschkhybianischwilii* Kem.-Nath.

6. Нежелезистые волоски перистые (длина зубчиков в два раза превышает диаметр волоска); листья белошерстисто-войлочные, с мелкими железистыми волосками; края альвеол цветоложа зубчатые (Sect. 2. *Pannosa* Zahn) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 7.

+ Нежелезистые волоски лишь зазубренные; железистые волоски на листьях отсутствуют; листья мягко опушенные; края альвеол цветоложа без зубцов или мелко зубчатые (Sect. 1. *Hieracium*) . . . . . . . . . . . 8.

7. Листья густо опушенные; листочки обертки до 20 мм дл. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 14. *H. pannosum* Boiss.

+ Листья умеренно опушенные; листочки обертки до 13 мм дл. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 15. *H. pilosissimum* Friv.

8. Стеблевые листья в числе 0—2 (3); основание розеточных листьев усеченное, округлое или сердцевидное (Subsect. 2. *Hieracium*) . . . . . . 9.

+ Стеблевых листьев более 3; листовая пластинка постепенно суживающаяся в черешок (Subsect. 1. *Vulgata* Dahlst.) . . . . . . . . . . . . . . 12.

9. Стеблевых листьев 0—2; основание листовой пластинки обычно округлое или сердцевидное . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 10.

+ Стеблевых листьев (2) 3 (4); основание листовой пластинки розеточных листьев усеченное или постепенно суживающееся в черешок . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 13. *H.* ×*erythrocarpum* Peter

10. Листья до 15 см дл.; корзинок 3—много . . . . . . . . . . . . . . 11.

+ Листья до 6 см дл.; корзинок 2—3 (4) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 12. *H. retroversilobatum* (Litw. et Zahn) Juxip

11. Листья только у основания с хорошо развитыми зубцами, широкояйцевидные, в 1.5—2 раза длиннее ширины . . . . . . 10. *H. gentile* Jord.

+ Листья по всему краю крупно зубчатые, обычно яйцевидно-ланцетные, в 2—3 раза длиннее ширины . . . . . . . . . 11. *H. exotericum* Jord.

12. Листочки обертки только с железистыми или с железистыми и немногочисленными простыми волосками . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 13.

+ Листочки обертки с простыми и железистыми волосками . . . . . . . 17.

13. Листочки обертки с единичными или рассеянными железистыми волосками, без простых и звездчатых волосков . . . . . . . . . . . . . . . . . 14.

+ Листочки обертки с рассеянными железистыми волосками, с единичными простыми и немногочисленными звездчатыми волосками . . . . . 15.

14. Стебель более-менее прямой; листья продолговато-ланцетные с узкой и острой верхушкой, часто крупнозубчатые . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 1. *H. acuminatifolium* (Litw. et Zahn) Juxip

+ Стебель извилистый; листья ланцетные с более коротко заостренной верхушкой, мелкозубчатые . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 3. *H. medianiforme* (Litw. et Zahn) Juxip

15. Листья до 17 см дл., широкояйцевидные или яйцевидно-ланцетные . . . . . . . . . . 2. *H. abastumanense* Juxip

+ Листья до 12 см дл., яйцевидно-ланцетные или продолговато-ланцетные . . . . . . . . . . 16.

16. Листочки обертки с рассеянными железистыми волосками и звездчато-опушенные только у основания и по краям . . . . . . . . . . 9. *H. ×gudergomiense* Juxip

+ Листочки обертки с единичными железистыми волосками и густо звездчато-опушенные . . . . . . . . 5. *H. ×leucothyrsum* (Litw. et Zahn) Juxip

17. Прикорневых листьев 0—2 (3); листочки обертки умеренно или обильно волосистые, с немногими железистыми волосками . . . . . . . . . 18.

+ Прикорневых листьев более 3; листочки обертки с единичными простыми волосками и рассеянно или умеренно железисто-опушенные . . . . 19.

18. Листья до 18 см дл., с крылатым черешком, крупнозубчатые (до 10 мм дл.) . . . . . . . . . . 7. *H. ×rigidellum* Litw. et Zahn

+ Листья до 13 см дл., с не крылатым черешком, мелкозубчатые . . . . . . . . . . 8. *H. ×tschamkorijense* Zahn

19. Ветви соцветия канделябровидные; листочки обертки густо звездчато-опушенные . . . . . . . . . . 6. *H. ×leptogrammoides* Juxip

+ Ветви соцветия прямые; листочки обертки рассеянно звездчато опушенные только у основания . . . . . . . . . . 4. *H. endaurovae* Juxip

20. Стебли под корзинками и листочки обертки обильно железистые (за исключением некоторых гибридогенных видов); средние стеблевые листья сидячие, с широким основанием . . . . . . . . . . 21.

+ Стебли под корзинками и листочки обертки без или с немногими, обычно мелкими, железистыми волосками; средние стеблевые листья с суженным основанием (за исключением *H. virosum* Pall.) . . . . . . . . . 34.

21. Листья сизые или сероватые, не бывают гитаровидными; корзинок 1—3, до 14 мм дл., вздуто-шаровидных (Sect. 3. *Schmalhauseniana* Zahn) . . . . . . . . . . 34. *H. schmalhausenianum* Zahn

+ Листья зеленые или сизоватые, обычно гитаровидные; корзинок более 3, до 10 мм дл., часто цилиндрические (Sect. 5. *Prenanthoidea* W. Koch) . . . . . . . . . . 22.

22. Листья всегда гитаровидные; стебли под корзинками и листочки обычно обильно железистые . . . . . . . . . . 23.

+ Листья не гитаровидные, стеблеобъемлющие; стебли под корзинками и листочки обертки обычно менее железистые (гибридогенные виды секции) . . . . . . . . . . 28.

23. Стебли толстые, у основания до 6 мм в диам.; листья широколанцетные, слегка гитаровидные . . . . . . . . . . 24.

+ Стебли тонкие, у основания до 3 (4) мм в диам.; листья ланцетные или узколанцетные, явно гитаровидные . . . . . . . . . . 25.

24. Стебли под корзинками голые или с единичными простыми волосками и рассеянно коротко железистые (до 0.5 мм дл.) . . . . . . . . . . 26. *H. ×gigantellum* Litw. et Zahn

+ Стебли под корзинками с многочисленными длинными железистыми волосками (до 1 мм дл.) . . . . 25. *H. ×adenobrachion* (Litw. et Zahn) Juxip

25. Нижние стеблевые листья оттянуты в длинный черешок . . . . . . . . . . 24. *H. ×juranum* Fries

+ Нижние стеблевые листья сидячие, стеблеобъемлющие . . . . . . . 26.

26. Листья более-менее жесткие, ланцетно-эллиптические или ланцетные; листочки обертки только у основания с железистыми волосками . . . . . . . . . . 23. *H. strictissimum* Froehl.

+ Листья более мягкие, ланцетные или узколанцетные; листочки обертки по всей длине железистые . . . . . . . . . . 27.

27. Листья тонкие, зеленые, снизу с неясно выраженным сетчатым жилкованием; железистые волоски обычно темно-коричневые или рыжеватые . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 21. *H. prenanthoides* Vill.

+ Листья более толстые, сизоватые, снизу с ясно выраженным сетчатым жилкованием; железистые волоски обычно черные . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 22. *H. bupleurifolium* Tausch

28. Растения с тонким стеблем, до 3 мм в диам.; листья мягкие . . . . . . 29.

+ Растения с более толстым стеблем, до 5 мм в диам.; листья более жесткие . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 32.

29. Листья снизу с ясно выраженным сетчатым жилкованием, нижние оттянуты в длинный черешок . . . . 32. *H.×teberdense* (Litw. et Zahn) Juxip

+ Листья снизу с неясным жилкованием, нижние сидячие . . . . . . . 30.

30. Листочки обертки обильно железистые, с немногочисленными простыми волосками . . . . . . . . . 27. *H.×chloroprenanthes* Litw. et Zahn

+ Листочки обертки рассеянно железисто-опушенные, без или с единичными простыми волосками . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 31.

31. Листья до 15 см дл.; стебли под корзинками с единичными простыми и немногочисленными железистыми волосками . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 28. *H.×leptoprenanthes* Litw. et Zahn

+ Листья до 10 см дл.; стебли под корзинками обычно только со звездчатыми волосками . . . . . . . . . . . . . . . . . 30. *H.×raddeanum* Zahn

32. Листья снизу с хорошо выраженным сетчатым жилкованием . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 31. *H. conicum* Arv.-Touv.

+ Листья снизу с малозаметным жилкованием . . . . . . . . . . . . 33.

33. Нижние листья с крылатыми черешками; листочки обертки обильно железистые . . . . . . . . . . . . . . . 29. *H.×pseudoconstrictum* Peter

+ Нижние листья сидячие; листочки обертки с единичными железистыми волосками . . . . . . . . . . . . . 33. *H.×litwinowianum* Zahn

34. Растения обычно с ложной розеткой; соцветие с немногими железистыми и простыми волосками . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 35.

+ Растения без розеточных листьев; соцветие неопушенное или густо опушено железистыми и простыми волосками . . . . . . . . . . . . 40.

35. Растения мало опушенные; листочки обертки 8—11 мм дл.; семянки темные (Sect. 10. *Tridentata* (Fries) G. Schneid.) . . . . . . . . . . 36.

+ Растения густо и длинно щетинисто-опушенные; листочки обертки 12—15 мм дл.; семянки бледные (Sect. 4. *Glauciformia* Freyn) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 20. *H. olympicum* Boiss.

36. Растения высокие, до 100 (150) см выс., с крепким стеблем . . . . . . 37.

+ Растения низкие, до 50 (60) см выс., с более тонким стеблем . . . . . . 39.

37. Листья по краю с несколькими (3—5) крупными, до 15 мм дл., зубцами . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 45. *H. tridentatum* Fries

+ Листья по краю с небольшими, до 6 мм дл., равномерно распределенными зубцами . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 38.

38. Листочки обертки со звездчатыми, редко с железистыми волосками . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 44. *H. laevigatum* Willd.

+ Листочки обертки без звездчатых волосков, с простыми и железистыми волосками . . . . . . . . . . . 46. *H.×macrolygodes* (Zahn) Juxip

39. Листья широколанцетные, равномерно распределенные по стеблю. . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 47. *H. caucasiense* Arv.-Touv.

+ Листья узколанцетные, обычно расположенные в нижней части стебля . . . . . . . . . . . . . . . . . 48. *H.×biebersteinii* Litw. et Zahn

40. Наружные листочки обертки более-менее оттопыренные, обычно без железистых волосков; соцветие зонтиковидное, по крайней мере в верхней части . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 41.

+ Наружные листочки обертки прижатые, с железистыми волосками; соцветие обычно метельчатое, редко бывает зонтиковидным (Sect. 8. *Sabauda* (Fries) G. Schneid.) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 44.

41. Листья зеленые, верхние с суженным основанием; звездчатое опушение на растениях развито (Sect. 8. *Umbellata* (Fries) Williams) . . . . . . . . 42.

+ Листья сизоватые, верхние слегка стеблеобъемлющие; звездчатое опушение на растениях отсутствует или имеется только под корзинками (Sect. 7. *Foliosa* (Fries) Zahn) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 43.

42. Листья ланцетные, с загнутыми книзу краями; листочки обертки темнозеленые . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 42. *H. umbellatum* L.

+ Листья широколанцетные, с прямыми краями; листочки обертки светлозеленые . . . . . . . . . . . . . 43. *H.* ×*latifolium* Froehl. ex Link

43. Верхние листья широкие, с полустеблеобъемлющим основанием; звездчатое опушение отсутствует или слабо развито только под корзинками . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 35. *H. virosum* Pall.

+ Верхние листья узкие, слегка стеблеобъемлющие; звездчатое опушение под корзинками развито . . . . . . . . . 36. *H.* ×*robustum* Fries

44. Стебли густо опушенные, волоски в нижней части до 6 (7) мм дл.; нижние листья полустеблеобъемлющие . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 45.

+ Стебли волосистые только у основания, волоски до 4 мм дл.; нижние листья не бывают стеблеобъемлющими . . . . . . . . . . . . . . . . . 46.

45. Листья ланцетно-яйцевидные; листочки обертки обильно мелкожелезистые, почти без звездчатых волосков . . . . . . . 40. *H. cincinnatum* Fries

+ Листья ланцетные или узколанцетные; листочки обертки рассеянно мелкожелезистые и звездчато-опушенные . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 41. *H.* ×*terekianum* (Litw. et Zahn) Juxip

46. Растения мало опушенные; листочки обертки без или с единичными простыми волосками . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 47.

+ Растения густо опушенные; листочки обертки с многочисленными простыми волосками . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 37. *H. sabaudum* L.

47. Листочки обертки голые или с рассеянными мелкими железистыми волосками . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 38. *H. vagum* Jord.

+ Листочки обертки мелко железисто-опушенные, иногда с единичными простыми волосками . . . . . . . . . . . . . . 39. *H. virgultorum* Jord.

Sect. 1. *Hieracium*. — Sect. *Vulgata* (Fries) Dahlst. 1893, Kongl. Sv. Vet. Akad. Handl. 25, 3 : 31; Zahn, 1921; Pflanzenreich, 75, 4, 280 : 284, cum auct. Fries; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 204, cum auct. Fries.

Тип: *H. murorum* L.[1]

Растения с розеточными листьями. Листья зеленые, нежелезистые, рассеянно мягко опушенные. Листочки обертки слабо или густо железистые. Края альвеол цветоложа едва зубчатые. Язычки без ресничек.

Subsect. 1. *Vulgata* (Fries) Dahlst. 1894, Kongl. Sv. Vet. Akad. Handl. 24, 3 : 63; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 244, cum auct. Juxip. — *H. vulgatum* Fries aggr.: Zahn, 1921, Pflanzenreich, 76, 4, 280 : 360, pro sp. coll. — Ser. *Vulgata* (Fries) Sell et West, 1975. Fl. Turk. 5 : 714.

Тип: *H. vulgatum* Fries.

Стеблевых листьев более 3. Пластинка листа постепенно суживается в черешок.

1. *H. acuminatifolium* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 259. — *H. vulgatum* subsp. *acuminatifolium* Litw. et Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 238; Zahn, 1921; Pflanzenreich, 76, 4, 280 : 389. — *H. epichlorum* (Litw. et Zahn)

---

[1] Реальность этого вида некоторыми исследователями (Pugsley, 1948; Sell, West, 1976) подвергается сомнению.

Juxip, 1960, цит. соч.: 264. — *H. membranulatum* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 229. — *H. festinum* auct. non Jord.: Juxip, 1960, цит. соч.: 267, quoad pl. cauc.

Тип: «Терская обл., в лесу по г. Железная близ Железноводска, 18 VI 1906, Д. И. Литвинов» (ТВМ!, iso — LE!).

По опушкам горных лесов, по лугам и склонам от среднего до субальпийского пояса.

ЗК: Уруп-Теб.; ЦК: В. Кум., Малк.; ВК: Ман.-Самур.; ЗЗ: Абх.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Эндемик.

2. *H. abastumanense* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 511; id. 1960, Фл. СССР, 30 : 314. — *H. achalzichiense* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 473; id. 1960, Фл. СССР, 30 : 113. — *H. gustavianum* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 496, id. 1960, Фл. СССР, 30 : 255. — *H. macrophyllopodum* (Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 255. — *H. vulgatum* subsp. *macrophyllopodum* Zahn, 1912; Вестн. Тифл. бот. сада, 22 : 28.

Описан из Абастумани.

В сосняках, березняках и на лугах от среднего до субальпийского горного пояса.

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (Бакуриани); ЮЗЗ: Месх.

Юго-зап. Азия (сев.-вост. Турция).

3. *H. medianiforme* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 325. — *H. murorum* subsp. *medianiforme* Litw. et Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 236; Zahn, 1921, Pflanzenreich, 76, 4, 280 : 300. — *H. anfractum* auct. non Fries: Juxip, 1960, цит. соч.: 266, quoad pl. cauc.

Тип: «Caucasus, prov. Terek, in cacumine m. Beschtau pr. Piatigorsk, 4500′, 27 VI 1906, D. I. Litwinow» (LE!).

В лесах и по травянистым склонам в горах.

ЦК: В. Кум.

Эндемик?

Экземпляры этого вида ошибочно определены Цаном как *H. anfractum* Fries. Приведенные во «Флоре Турции» под названием *H. medianiforme* растения, вероятно, не принадлежат к этому виду.

4. *H. endaurovae* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 486; id. 1960, Фл. СССР, 30 : 218. — *H. hypopitiforme* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19: 495; id. 1960, Фл. СССР, 30 : 248. — *H. karjaginii* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 489; id. 1960, Фл. СССР, 30 : 227. — *H. quinquemonticola* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 494; id. 1960, Фл. СССР, 30 : 248. — *H. subpollichium* (Litw. et Zahn) Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 497; id. 1960, Фл. СССР, 30 : 257. — *H. argillaceoides* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 269. — *H. hypopitis* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 261. — *H. divisum* subsp. *hypopitis* Litw. et Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 237, pro hybr. — *H. vulgatum* subsp. *hypopitis* Litw. et Zahn, 1921, Pflanzenreich, 76, 4, 280 : 368.

Описан из Теберды.

В горных лесах и на субальпийских лугах.

ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК: В. Кум.,Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг.; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд.

Юго-зап. Азия (сев.-вост. Турция).

По нашему мнению, данный вид не является гибридогенным.

5. *H.*×*leucothyrsum* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 106. — *H. levigatum* subsp. *leucothyrsum* Litw. et Zahn, 1921, Pflanzenreich, 77, 4, 280 : 859. — *H. leucothyrsoides* (Kozl. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 223. — *H. tephrophilum* (Kozl. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 223. — *H. tridentaticeps* (Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 113 (*H. hypopitys*×*H. tridentatum*).

Тип: «Caucasus, prov. Kuban, in valle fl. Teberda, in pineto denso, 4200′, 17 VII 1905, D. I. Litwinow» (LE!, iso — TBM!).

ЗК: Уруп.-Теб.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

6. *H.* × *leptogrammoides* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 502; id. 1960, Фл. СССР, 30 : 279. — *H. adenoactis* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 513; id. 1960, Фл. СССР, 30 : 320. — *H. debilescens* (Woronow et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 290. — *H. diaphanoides* subsp. *leptogrammum* auct. non Dahlst.: Zahn, 1921, Pflanzenreich, 76, 4, 280 : 359, quoad pl. cauc. (*H. vulgatum* × *H. murorum*).

Тип: «Артвинский округ, между Баревансқим постом и с. Цорцель, лесная опушка, 13 VII 1911, Ю. Воронов» (TBI!, photo — LE!).

На опушках в горных лесах.

ЗК: Бело-Лаб.; ЦК: Малк.; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур.; ЗЗ: Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Месх.

7. *H.* × *rigidellum* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 44. — *H. callichlorum* subsp. *rigidellum* Litw. et Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 1066. (*H. erythrocarpum* × *H. vulgatum*?).

Тип: «Caucasus, prov. Terek, in cacumine m. Beschtau pr. Piatigorsk, 5 VII 1906, D. I. Litwinow» (LE!).

На лугах в среднем горном поясе.

ЦК: В. Кум.

Эндемик.

8. *H.* × *tschamkorijense* Zahn, 1911, Mag. Bot. Lap. 172; id. 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 1046; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 266; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4 : 379. — *H. beschtaviciforme* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 486; id. 1960, Фл. СССР, 30 : 218. — *H. subbakurianense* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 469; id. 1960, Фл. СССР, 30 : 65. — *H. bakurianense* (Fomin et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 53. — *H. chloroleucolepium* (Kozl. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 54. — *H. diaphanoidiceps* (Woronow et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 54. — *H. sericicaule* (Schelk. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 55. (*H. macrolepis* × *H. vulgatum*).

Тип: «Bulgaria: Čamcorija. Laus» (?).

По опушкам лесов и на лугах в среднем поясе.

ЦК: В. Тер.; ЗЗ: Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Караб.; ЮЗЗ: Месх. Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

9. *H.* × *gudergomiense* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 492; id. 1960, Фл. СССР, 30 : 232. — *H. gudissiense* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 488; id. 1960, Фл. СССР, 30 : 225. (*H. vulgatum* × ? *H. levigatum*).

Тип: «Гудергом, Гудисское ущелье, субальпийский луг, 2150 м, 26 VII 1930, Е. и Н. Буш» (LE!).

На субальпийских лугах и каменистых склонах.

ЗК: Уруп.-Теб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: В. Сулак.; ЗЗ: Абх.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Эндемик.

Subsect. 2. *Hieracium* 1894, Kongl. Sv. Vet. Akad. Handl. 25, 3 : 74. — *H. murorum* L. aggr.: Zahn, 1921, Pflanzenreich, 75, 4, 280 : 287, pro sp. coll. — Subsect. *Muroria* Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 293; descr. ross. — Ser. *Bifida* (Pugsley) Sell et West, 1975, Fl. Turk. 5 : 706 p. p. — *H. murorum* L. group: P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4 : 376.

Тип: *H. murorum* L.

Стеблевых листьев 0—2. Основание листа усеченное, сердцевидное, внезапно суженное в длинный, ясно отграниченный черешок.

10. *H. gentile* Jordan ex Boreau, 1857, Fl. Centr. Fr. ed. 3, 2 : 415; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 333; P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk. 5 : 707; iid.

1976, Fl. Europ. 4 : 376. — *H. murorum* subsp. *gentile* (Jordan ex Boreau) Zahn, 1921, Pflanzenreich, 76, 4, 280 : 310. — *H. leucothyrsogenes* (Kozl. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 314. — *H. murorum* auct. cauc., pro max. p.

Описан из Франции.

По лесам и кустарникам в лесах до субальпийского пояса.

ЗК: Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ман.-Самур.; ЗЗ: Туапс.-Адл., Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич.; ЮЗЗ: Месх.

Зап., Центр., Вост., Юго-Вост. Европа, Юго-Зап. Азия (сев. Турция).

11. *H. exotericum* Jord. ex Boreau, 1857, Fl. Centr. Fr. ed. 3, 2 : 411; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 327; P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk. 5 : 706; iid. 1976, Fl. Europ. 4 : 376. — *H. murorum* subsp. *exotericum* (Jord. ex Boreau) Zahn, 1921, Pflanzenreich, 75, 4, 280 : 315. — *H. kreczetoviczii* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 512; id. 1960, Фл. СССР, 30 : 317. — *H. sbaense* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 502; id. 1960, Фл. СССР, 30 : 278. — ? *H. hylogeton* (Kozl. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 300. — *H. cardiophyllum* auct. non Jord. ex Sudre: Юксип, 1960, цит. соч.: 324. — *H. silvularum* auct. non Jord. ex Boreau: Юксип, 1960, цит. соч.: 341, quoad pl. cauc.

Описан из Франции.

По опушкам леса, на полянах и на лугах от нижнего до субальпийского пояса.

ЗК: Уруп.-Теб.; ЦК: Малк.; ВК: В. Сулак.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗ: Мегр.-Занг.

Зап., Центр., Вост., Юго-Вост. Европа, Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

12. *H. retroversilobatum* (Schelk. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 319. — *H. murorum* L. subsp. *retroversilobatum* Schelk. et Zahn, 1921, Pflanzenreich, 76, 4, 280 : 318.

Тип: «Кутаисская губ., Лечкумский уезд, общ. Чубихеви, северный склон пер. Абакура, 4000—7000′, 18 VII 1911, А. Шелковников» (LE!, iso — TBM!).

В смешанных горных лесах.

ЗЗ: Инг.-Рион., Рион.-Квир.

Эндемик.

13. *H.*×*erythrocarpum* Peter, 1898, Nachr. Königl. Ges. Wis. Götting. 44: Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 1039; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 266; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 71; P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk., 5 : 715; iid. 1976, Fl. Europ. 4 : 378 (*H. macrolepis*×*H. murorum*).

Тип: «Abhazia, prope jugum Kluchor, 28 VIII 1890, S. Sommier et E. Levier (FI, icon. — LE!).

13a. *H.*×*erythrocarpum* subsp. *erythrocarpum*. — *H. albellipes* (Schelk. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 75. — *H. amphitephrodes* (Sosn. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 69. — *H. erythrocarpoides* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 76. — *H. heterodontoides* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 72. — *H. macrolepidiforme* (Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 69. — *H. ratluense* (Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 72.

В смешанных и хвойных горных лесах, на субальпийских лугах.

ЗК: Уруп.-Теб.; ЦК: В. Кум., Малк.; ВК: В. Сулак.; СЗЗ: Туапс.-Адл.; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗ: Сев.

Юго-Вост. Европа, Юго-Зап. (Турция) и Ср. Азия.

13b. *H.*×*erythrocarpum* subsp. *glomerellum* Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 249; id. 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 1041. — *H. glomerellum* (Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 70. — *H. macrolepioides* (Zahn) Juxip, цит. соч.: 69. — *H. samurense* (Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 68. — *H. brandisianum* auct. non Zahn: Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 70, quoad pl. cauc.

Лектотип: «Dagestania superior montosa, ad fl. Han-chewi, supra Kituri, in regione Rhododendri. 13 aug. 1860. Ruprecht» (LE!).

В смешанных и хвойных лесах и на лугах от нижнего до альпийского пояса.

ВК: В. Сулак, Ман.-Самур.; ЗЗ: Инг.-Рион; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Юго-Вост. Европа, Юго-Зап. Азия (сев., сев.-вост. Турция).

Sect. 2. *Pannosa* Zahn, 1906. Magyar Bot. Lapok: 69; id. 1921, Pflanzenreich, 76, 4, 280 : 560; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 199. — Ser. *Pannosa* (Zahn) Sell et West, 1975, Fl. Turk. 5 : 723. — Ser. *Pseudopannosa* iid. 1975, op. cit. 5 : 726. — *H. pannosum* Boiss. group: iid. 1976, Fl. Europ. 4 : 389.

Тип: *H. pannosum* Boiss.

Растения густоволосистые. Листья белошерстисто-войлочные от простых курчавых волосков, наряду с которыми встречаются мелкие железистые волоски. Нежелезистые волоски перистые (длина зубчиков вдвое и более больше поперечника волоска). Корзинки крупные, 14—20 мм дл.

14. *H. pannosum* Boiss. 1844, Diagn. ser. 1, 4 : 32; Zahn, 1921, Pflanzenreich, 76, 4, 280 : 561; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 269; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 199; P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk. 5 : 723; iid. 1976, Fl. Europ. 4 : 389.

Лектотип: «in fissuris rupium verticalium calcarearum Sipyli supra Magnesiam, VII 1842, E. Boissier» (G!, photo — LE!).

Среди скал в среднем и верхнем горном поясе.

ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Дар.

Юго-Вост. Европа, Юго-Зап. Азия (Турция).

15. *H. pilosissimum* Friv. 1836, Flora 19 : 436; Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 868; Zahn, 1921, Pflanzenreich, 77, 4, 280 : 593; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4 : 391. — *H. koenigianum* (Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 200; P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk. 5 : 728.

Тип: «Rumelia, Frivaldzky» (LE!).

На скалах.

ЮЗЗ: Араг.

Юго-Вост. Европа, Юго-Зап. Азия (сев., центр., вост. Турция).

Sect. 3. *Sparsiflora* G. Schneid. 1888, Deutsch. Bot. Monatsschr. 6, 8—9 : 122. — Sect. *Hololeia* (Fries) Zahn, 1901, in Koch, Syn. ed. 3, 3 : 1929 p. p.; id. 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 1016 p. p. — Sect. *Pseudostenotheca* (Fries) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 13 p. p. — Ser. *Glauca* (Griseb.) Sell et West, 1975, Fl. Turk. 5 : 731.

Тип: *H. sparsium* Friv.

Растения слабо опушенные или почти голые. Листья обычно узкие, суженные в черешок или расширенные у основания, иногда до полустеблеобъемлющих. Соцветие рыхлометельчатое. Листочки обертки обычно темные, слабо опушенные и железистые.

16. *H. macrolepis* Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 873; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 56; P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk. 5 : 731. — *H. sparsum* auct. non Friv.: Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 266.

Лектотип: «Vallée de Djimil (Lazistan), vers 2000 m d'altitude, 26 Juillet, 1866, Balansa» (G!, syn. — LE!).

16a. *H. macrolepis* subsp. *macrolepis*. — *H. subsimplex* Somm. et Lev., 1895, Nuovo Giorn. Bot. Ital. 2 : 94; Юксип, 1960, цит. соч.: 59. — *H. acroxanthum* (Sosn. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 53. — *H. concinnidens* (Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 58. — *H. subsvaneticum* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 67.

В среднем и субальпийском поясе, на лугах и по опушкам лесов.

ЗК: Уруп.-Теб.; ЦК: В. Кум., Малк.; ВК: Ман.-Самур.; СЗЗ: Туапс.-Адл.; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

16b. *H. macrolepis* subsp. *simplicicaule* (Somm. et Lev.) Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 1023. — *H. svaneticum* subsp. *simplicicaule* Somm. et Lev. 1895, Nuovo Giorn. Bot. Ital. 2 : 93. — *H. simplicicaule* (Somm. et Lev.) Peter, 1898, Nachr. Königl. Ges. Wiss. Götting. 46; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 57. — *H. hypopogon* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 50.

Тип: «Svanetia, in jugo Latpari inter flumina Hippum et Ingur, 3 aug. 1890, S. Sommier et E. Levier» (FI!, photo — LE!).

В среднем и субальпийском поясе на лугах и по опушкам лесов.

ЗК: Уруп.-Теб.; ЦК: В. Кум.; ВК: В. Сулак.; ЗЗ: Абх.

Эндемик.

17. *H. tschkhubianischwilii* Kem.-Nath., 1953, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 17 : 127; Юксип, 1960, цит. соч.: 65. — *H. lipskyanum* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 494; id. 1960, Фл. СССР, 30 : 242. — *H. svaneticiforme* (Litw. et Zahn) Juxip, 1960, Фл. СССР, 30 : 58. — *H. sparsum* Friv. subsp. *svaneticiforme* Litw. et Zahn, 1907, Feddes Repert. 4 : 245; Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 1029.

Описан из Ак-дага в Армении.

В субальпийском поясе, по каменистым склонам.

ЗК: Уруп.-Теб.; ЗЗ: Туап.-Адл.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗ: Ерев., Сев.

Эндемик.

18. *H.×pseudosvaneticum* Peter, 1898, Nachr. Königl. Ges. Wiss. Götting. 43; Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 1034; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 66. — *H. lailanum* (Schelk. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 59. — *H. miansarofii* (Kozl. et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 62. — *H. niphocladum* (Schelk. et Zahn) Juxip, цит. соч.: 52. — *H. villosellipes* (Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 62 (*H. macrolepis×H. erythrocarpum*).

Тип: «Svanetia, in jugo Latpari inter fluvium Hippus, E. Levier» (FI, icon. — LE!).

На субальпийских лугах.

ЗК: Уруп.-Теб.; ЦК: В. Кум.; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Эндемик.

19. *H. microtum* Boiss. 1875, Fl. Or. 3 : 873; Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 1069; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 268; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 35; P. D. Sell a. C. West, 1975, Fl. Turk. 5 : 734. — *H. subartvinense* Juxip, 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 468. — *H. artvinense* (Woronow et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 30 : 33. — *H. chromolepium* (Zahn) Juxip. 1960, цит. соч.: 36. — *H. foliosissimum* (Woronow et Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 34. — *H. orthocladum* (Zahn) Juxip, 1960, цит. соч.: 23.

Лектотип: «In cultis derelictis Ponti Lazici circa Khabachlar, 1830 m, Balansa» (G!, syn. — LE!).

В среднем горном поясе, в сосняках.

ВК: В. Сулак.; ЗЗ: Инг.-Рион., Адж.; ЮЗЗ: Месх.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

Sect. 4. *Glauciformia* Freyn, 1891, Fl. Bulg. 347; Zahn, 1922, Pflanzenreich, 79, 4, 280 : 970; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 76.

Тип: *H. stupposum* Reichenb.

Нижние листья образуют ложную розетку, остальные немногочисленные, все сине-зеленые, часто с длинными (до 20 мм дл.) серебристыми щетинками. Листочки обертки до 15 мм дл. Семянки бледные.

20. *H. olympicum* Boiss. 1844, Diagn. Pl. Or. Nov. 1, 4 : 29; Zahn, 1922, 79, 4, 280 : 970; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 273; Юксип, 1960, Фл. СССР, 30 : 76; P. D. Sell a. C. West, 1976, Fl. Europ. 4 : 402; iid. 1975, Fl. Turk. 5 : 742.

Тип: «in vallibus regionis alpinae inferioris Olympi Bithyni infra Kirkbounar, VIII 1842, E. Boissier» (G!, photo — LE!).

Среди скальной растительности в среднем горном поясе.

Т.

Юго-Вост. Европа, Юго-Зап. Азия (сев. Турция, ? сев. Иран).

В пределах советского Закавказья нам известно только одно местонахождение этого вида в Зуванде — на горе Сибирду близ с. Оранд.

Из состава кавказских ястребинок исключены виды, которые указывались ранее для территорий, ныне не входящих в состав СССР: *H. artabirense* (Zahn) Juxip, *H. caloprasinum* (Zahn) Juxip, *H. cinereostriatum* (Woronow et Zahn) Juxip, *H. floccicomatum* (Woronow et Zahn) Juxip, *H. insolitum* (Zahn) Juxip, *H. onosmaceum* (Zahn) Juxip, *H. ovalifrons* (Woronow et Zahn) Juxip, *H. radiatellum* (Woronow et Zahn) Juxip, *H. sarykamyschense* Juxip, *H. subhastulatum* (Zahn) Juxip, *H. variegatisquamum* (Zahn) Juxip.

Кроме того, исключены виды, принадлежащие к другим родам: *H. muricellum* Fries=*Picris hieracioides* L. и *H. georgicum* Fries=*Crepis caucasica* C. A. Mey.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Меницкий Ю. Л.* Обзор видов рода *Thymus* L. (*Lamiaceae*) флоры Кавказа // Нов. сист. высш. раст. 1986. Т. 23. С. 117—142. *Юксип А. Я.* Род *Hieracium* // Флора СССР. 1960. Т. 30. 730 с. — *Pugsley B. A.* A prodromus of the British *Hieracia* // J. Linn. Soc. London (Bot.). 1948. Vol. 54. 356 p. — *Sell P. D., West C. Hieracium* L. // Fl. Europ. 1976. Vol. 4. P. 376—410.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 9 VIII 1989.

---

УДК 582.998.2 (470.67)

© Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 3

### Ш. А. Гусейнов

# НОВЫЙ ВИД РОДА *CENTAUREA* (*ASTERACEAE*) ИЗ ДАГЕСТАНА

Sch. A. GUSSEJNOV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *CENTAUREA* (*ASTERACEAE*) FROM DAGHESTAN

Со склонов, примыкающих к водохранилищу Чиркейской ГЭС Буйнакского р-на Дагестана, описан новый для науки вид рода *Centaurea* — *C. czirkejensis*, относящийся к подроду *Sosnovskya*.

Летом 1988 г. была предпринята поездка с целью сбора растений и знакомства с уникальным природным комплексом — Сулакским каньоном в окрестностях Чиркейской ГЭС, во время которой было собрано растение с конусовидно-продолговатыми корзинками, относящееся к роду *Centaurea* (подроду *Sosnovskya* Takht.). Исследование образцов этого подрода в Гербарии БИН (LE) показало, что данное растение по ряду признаков хорошо отличается от других представителей *Sosnovskya* Takht., что позволяет описать его в качестве самостоятельного вида.

## Centaurea czirkejensis Gussejnov sp. nov.

Radix lignosa, robusta, longa. Caules a basi lignoso-ramosa numerosi, 25—35 cm alti, erecti, vel ascendentes tenuiter costati, ad medium fere diffuso-ramosi, basi dense albido-tomentosi, supra unacum foliis ob tomentellum appressum molle tenue plus minusve guseolo-virides vel albidi, superne subaraneosi aphylli. Folia integerrima, anguste lineari-subulata, apice acutiuscula, margine revoluta, caulina infima breviter petiolata, obspathulata, raro ab utuoque latere uni-bilobata vel uni-bidentata, cetera sessilia, haud decurrentia, apicalia valde diminuta. Calathidia in inflorescentiam corymbosam congesta. Involucri conoideo-oblongi apice dilatati (maturitate), 15—20 mm longi, 10—15 mm lati phylla appendiculata, appendicibus albo-membranaceis, ovato-triangularibus, margine crispato- vel cristato-ciliatis, exteriora et media 4.5—6 mm longa, 4—5 mm lata. Flores albidi. Achenia alba, 6 mm longa, ca 2 mm lata. Pappus 4—5 mm longus, duplex, serie exteriore e setis rufulis vel castaneis interiore ad subduplo breviare, e paleis uniseriatis anguste oblongis formata, achenus immaturis subindistincta.

Typus: RSSA Daghestania, distr. Buinak, in viciniis aquationis Czirkejensis, in declivibus apricis calcareis, 15 VII 1988, fr., Sch. A. Gusseinov (LE).

Species subgeneri *Sosnovskya* Takht. caucasi endemico, *Centauream amblyolepidem* Ledeb., *C. daghestanicam* (Lipsky) Wagenitz, *C. ruprechtii* (Boiss.) Wagenitz, *C. arpensem* (Czer.) Wagenitz amplectenti pertinet, habitu ac structura achenii, pappo duplice praediti *C. arpensi* simillima, a qua calathidiis multo majoribus conoideo-oblongis, involucri phyllorum appendicibus mahoribus ovato-triangularibus, albo-membranaceis, serie interiore pappi e paleis anguste oblongis minus conspicuis formata necnon caulibus magis diffusis differt; a speciebus daghestanicis, *C. daghestanica* nempe foliis subintegerrimis (nec pinnatis) angustioribus et pappo duplici, a *C. ruprechtii* vero acheniis albis (nec atrobrunneis), pappo duplice multo longiore distinguitur.

Корень деревянистый, мощный, длинный; стебли от деревянистого разветвленного основания многочисленные 25—35 см выс., прямостоячие или приподнимающиеся, тонкоребристые, почти до середины раскидисто разветвленные, у основания покрытые густым беловатым войлоком, выше вместе с листьями более-менее серовато-зеленые или беловатые от прижатого, мягкого, тонкого войлочка, вверху слабо паутинисто опушенные, безлистные; листья цельнокрайные, узколинейно-шиловидные, на верхушке островатые, по краю завернутые, самые нижние стеблевые — короткочерешковые, обратнолопатчатые, редко с 1—2 лопастями или зубцами с каждой стороны, остальные сидячие, не низбегающие; верхушечные листья сильно уменьшенные. Корзинки собраны в щитковидное соцветие; обертка конусовидно-продолговатая, наверху расширенная (у зрелых корзинок), 15—20 мм дл. и 10—15 мм шир.; придатки листочков обертки белоперепончатые, яйцевидно-треугольные, по краю курчаво- или гребенчато-реснитчатые, наружные и средние листочки 4.5—6 мм дл. и 4—5 мм шир.; цветки беловатые; семянки белые, 6 мм дл. и около 2 мм шир., хохолок 4—5 мм дл., двойной, наружный из рыжеватых или каштановых щетинок, внутренний почти вдвое короче наружного, состоит из одного ряда узкопродолговатых пленок, слабо заметных у незрелых семянок.

Тип: Дагестанская АССР, Буйнакский р-н, окр. Чиркейского водохранилища. На сухих открытых известняковых склонах, 15 VII 1988, пл., Ш. А. Гусейнов (LE).

Принадлежит к эндемичному кавказскому подроду *Sosnovskya* Takht., объединяющему виды: *Centaurea amblyolepis* Ledeb., *C. daghestanica* (Lipsky) Wagenitz, *C. ruprechtii* (Boiss.) Wagenitz, *C. arpensis* (Czer.) Wagenitz. Наиболее близким (по габитусу и по строению семянок с двойным хохолком) является *C. arpensis*, от которого исследуемый вид отличается гораздо более крупными конусовидно-продолговатыми корзинками, более крупными яйцевидно-треугольными, белоперепончатыми придатками листочков обертки, менее заметными, узкопродолговатыми пленками внутреннего круга хохолка, а также более раскидистыми стеблями. Отличается от дагестанских видов, а именно: от *C. daghestanica* более узкими цельнокрайными, а не перистыми листьями и двойным хохолком, от *C. ruprechtii* — белыми, а не темно-коричневыми семянками и двойным и значительно более длинным хохолком.

В заключение выражаю признательность С. К. Черепанову и А. Е. Боброву за ценные замечания и содействие в подготовке статьи.

Дагестанский государственный
педагогический институт,
Махачкала.

Получено 15 VII 1989.

# ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (470.32)

© 1990

А. Я. Григорьевская

## ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В ЦЕНТРАЛЬНО-ЧЕРНОЗЕМНОМ РАЙОНЕ

A. J. GRIGORJEVSKAYA. FLORISTIC FINDINGS IN THE CENTRAL CHERNOZEM REGION

Приводятся сведения о 5 новых видах растений для Центрально-Черноземного района в пределах Среднерусской возвышенности.

Летом 1988 г. во время работы экспедиции по обследованию памятников природы с учетом их антропогенной дигрессии, организованной кафедрой рационального природопользования и охраны природы географического факультета Воронежского государственного университета (ВГУ), сделано было несколько флористических находок в Воронежской обл., которые оказались новыми для Центрально-Черноземного р-на. Эти виды не отмечены в последних опубликованных флористических работах (Камышев, Хмелев, 1976; Камышев, 1978; Хмелев, Кунаева, 1985; Тихомиров, 1987).

В данном сообщении даются сведения о 5 редких и эндемичных видах растений. Названия растений приводятся по сводке С. К. Черепанова (1981).

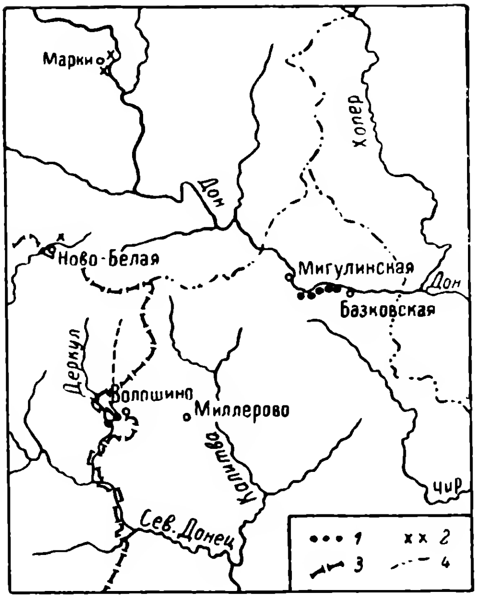
*Lepidium meyeri* Claus. 1) Каменский р-н, в 6 км юго-восточнее с. Марки, ур. «Голик». На меловых крутосклонах (до 40°) правого берега р. Дон, 6 VIII 1988, А. Я. Григорьевская (MW, ВГУ). Достоверность определения подтвердил В. Н. Тихомиров. 2) Кантемировский р-н, окр. с. Волоконовки на правобережье р. Белой, по меловым корвежкам, 7 VIII 1988, А. Я. Григорьевская. В этих местообитаниях растение встречается в большом количестве по меловым куполообразным вершинам и склонам южной экспозиции, тяготея к выходам на дневную поверхность плотных толщ мела.

Распространен в Нижнедонском, Заволжском и Нижневолжском районах. Эндемичное меловое растение юго-востока европейской части СССР и западного Казахстана (сарматский меловой вид) (Флора СССР, 1939). Ближайшее его местонахождение находится в Ростовской обл. (Абрамова и др., 1969; Красная книга СССР, 1984; Красная книга РСФСР, 1988). Находка клоповника Мейера в Воронежской обл. не только отодвигает северную границу на 150 км (см. рисунок), но и подтверждает ранее высказанную мысль, что «юг Среднерусской возвышенности на стыке с Донбассом был одним из центров зарождения меловой растительности еще в третичное время» (Абрамова и др., 1969 : 46).

В урочище «Голик» клоповник Мейера произрастает в сообществах с доминированием *Hyssopus cretaceus* Dubjan. — 15 (3),[1] *Artemisia salsoloides* Willd. — 15 (3). Характерными видами этих сообществ являются *Onosma simplicissima* L., *Diplotaxis cretacea* Kotov, *Asperula creticola* Klok., *Minuartia thyraica* Klok.,

---

[1] Первая цифра означает покрытие по Л. Г. Раменскому, вторая (в скобках) — обилие по Друде.



Новые местонахождения *Lepidium meyeri* в Центральном Черноземье.

*1* — литературные данные, *2* — новые местонахождения, *3* — границы республики, *4* — границы области.

*Astragalus albicaulis* DC., *Genista tanaitica* P. Smirn., *Alyssum gymnopodum* P. Smirn., *A. lenense* Adam, *Allium delicatulum* Siev. ex Schult. fil., *A. inaequale* Janka, *Carex pediformis* C. A. Mey., *Androsace koso-poljanskii* Ovcz., *Thymus cretaceus* Klok. et Shost., *Festuca cretacea* T. Pop. et Proskorjakov, *F. wolgensis* P. Smirn., *Crambe tatarica* Sebeók, *Limonium platyphyllum* Lincz., *Stipa dasyphylla* (Lindem.) Trautv., *Scrophularia cretacea* Fisch. ex Spreng., *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng., *Polygala sibirica* L., *Clausia aprica* (Steph.) Korn.-Tr.

В окр. с. Волоконовки клоповник Мейера встречается в такой же фитоценотической обстановке, но к уже отмеченным видам меловых растений урочища «Голик» добавляются: *Matthiola fragrans* Bunge, *Linaria cretacea* Fisch. ex Spreng., *Clausia aprica* (Steph.) Korn.-Tr., *Hedysarum cretaceum* Fisch., *H. grandiflorum* Pall., *H. ucrainicum* Kaschn., *Silene cretacea* Fisch. ex Spreng., *S. supina Bieb.*, *Convolvulus lineatus* L., *Scutellaria creticola* Juz., *Astragalus cornutus* Pall., *Iris pumila* L., *Crinitaria villosa* (L.) Grossh.

*Allium delicatulum* Siev. ex Roem. et Schult. 1) Репьевский р-н, правый берег р. Потудани, ур. «Майдан», на меловом склоне, 4 VIII 1988, А. Я. Григорьевская (MW, ВГУ). Достоверность определения подтверждена Н. Н. Цвелевым. 2) Лискинский р-н, правый берег р. Тихая Сосна, ур. «Дивногорье», по меловым склонам, 5 VIII 1988, А. Я. Григорьевская. 3) Копанищенский карьер, на отвалах писчего мела, 5 VIII 1988, А. Я. Григорьевская. 4) Балка «Крейда на Западне», 1 км западнее с. Лиски, по меловым склонам, 5 VIII 1988, А. Я. Григорьевская. 5) Каменский р-н, правый берег р. Дон, ур. «Голик», по обнажениям меловых склонов, 6 VIII 1988, А. Я. Григорьевская. 6) Кантемировский р-н, между селами Волоконовка и Ново-Белая по р. Белая, по меловым склонам, 7 VIII 1988, А. Я. Григорьевская.

В Гербарии им. Д. П. Сырейщикова МГУ (MW) хранится один гербарный образец, собранный Н. Н. Каденом в Воронежской обл. в окр. г. Калача, на западном склоне мелового останца, 14 VIII 1946. По-видимому, этот вид распространен более широко, и можно ожидать новые находки на мелах.

Отмечается в Заволжье, Западной Сибири, Средней Азии на солонцах, в полынных пустынях и реже на мелах (Флора СССР, 1935).

Кратко упоминая о фитоценотической обстановке, можно отметить, что в ур. «Майдан» он произрастает в сообществах с доминированием *Thymus cretaceus* — 20 (4), *Onosma simplicissima* — 15 (4), *Androsace koso-poljanskii* — 18 (5), *Schivereckia podolica* (Bess.) Andrz. ex DC. с характерными для них растениями: *Ephedra distachya* L., *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski, *Alyssum lenense*, *Allium inaequale*, *A. paczoskianum* Tuzs.

К названным сообществам ур. «Майдан» в Дивногорье добавляются сообщества *Minuartia thyraica* — 10 (5), *Crambe tatarica*, *Astragalus albicaulus.*

В Копанищенском карьере *Allium delicatulum* растет в сообществах *Thymus cretaceus* — 60 (5), с вышеназванными видами *Allium.* В балке «Крейда на Западне» — в сообществах *Androsace koso-poljanskii* — 40 (5), *Schivereckia podolica* — 20 (5), *Festuca cretacea* — 25 (5), где произрастают те же виды *Allium*, *Alyssum gymnopodum*, *A. lenense*. Фитоценотическая обстановка ур. «Голик» и окр. с. Волоконовки нами уже описана. Во всех сообществах *Allium delicatulum* отмечается редко, и общим условием его местообитаний является меловой субстрат разной степени плотности с разреженной растительностью.

*Pulicaria dysenterica* (L.) Bernh. Каменский р-н, 1 км восточнее с. Марки, у источника «Серебряные ключи», на пойменном лугу, 6 VIII 1988, А. Я. Григорьевская. Западноевропейский вид (Флора СССР, 1959) (LE). Определение подтвердили Н. Н. Цвелев и И. А. Губанов.

По недостоверным данным П. Ф. Маевский (1964) указывает это растение для более северных областей: Московской, Ивановской, Горьковской, Куйбышевской, Саратовской, а «Флора СССР» (1959) называет пункты, далеко удаленные от нашего места.

На пойменных лугах блошница дизентерийная произрастает совместно с *Potentilla anserina* L., *Juncus articulatus* L.; здесь же отдельными куртинами встречается *Cirsium esculentum* (Siev.) C. A. Mey., а в высоких зарослях лугового крупнотравья и на берегах ручьев растет *Cirsium palustre* (L.) Scop., *Carex acuta* L., в воде — *Siella erecta* (Huds.) M. Pimen.

*Tragus racemosus* (L.) All. Парк «Южный» Левобережного р-на г. Воронежа, на песчаной первой надпойменной террасе, 10 X 1988. Собрала А. Я. Григорьевская, определил В. Н. Тихомиров (ВГУ). Популяция этого вида представлена большим количеством особей хорошего состояния. Он, безусловно, является пришельцем из близлежащих, более южных Нижнедонского и Причерноморского районов. Псаммофильный вид (Флора СССР, 1934; Флора европейской части СССР, 1974), сорняк.

*Carex serotina* Mérat. Терновский р-н, окр. с. Терновки, по краю высохшего разнотравно-осокового болота, 8 VIII 1989. Собрала А. Я. Григорьевская, определил Н. Н. Цвелев, подтвердила Т. В. Егорова. Во флористических сводках указывается более южное местонахождение в европейской части СССР.

Искренне благодарна В. Н. Тихомирову, Н. Н. Цвелеву, И. А. Губанову и Т. В. Егоровой за определение и подтверждение указанных таксонов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Абрамова Т. И., Голицын С. В., Григорьевская А. Я.* К вопросу о размещении меловой растительности в Ростовской области // Вопросы ландшафтной географии. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1969. С. 42—47. — *Камышев Н. С.* Флора Центрального Черноземья и ее анализ. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1978. 116 с. — *Камышев Н. С., Хмелев К. Ф.* Растительный покров Воронежской области и его охрана. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1976. 180 с. — *Красная* книга РСФСР. М.: Росагропромиздат, 1988. 105 с. — *Красная* книга СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 115 с. — *Маевский П. Ф.* Флора Средней полосы европейской части СССР. Л.: Колос, 1964. 553 с. — *Тихомиров В. Н.* Новые материалы к флоре Воронежской области // Биол. науки. 1987. № 6. С. 74—78. — *Флора европейской* части СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 1. 352 с. — *Флора СССР*. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Т. 2. 778 с.; 1935. Т. 4. 760 с.; 1939. Т. 8. 696 с.; 1959. Т. 25. 630 с. — *Хмелев К. Ф., Кунаева Т. И.* О некоторых редких и новых растениях во флоре Воронежской области // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 10. С. 1414—1416. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с.

**Воронежский государственный
университет.**

**Получено 28 IV 1989.**

УДК 582.765 © Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 3

**Е. В. Гнатченко, Н. Ф. Русанов**

# НОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ *RHUS CORIARIA* (*ANACARDIACEAE*)

E. V. GNATCHENKO, N. F. RUSANOV. THE NEW LOCATION OF *RHUS CORIARIA* (*ANACARDIACEAE*)

Приведены некоторые данные о естественных зарослях *Rhus coriaria*, впервые обнаруженных в горах Чаткальского хр., в Каран-куль-сае (Западный Тянь-Шань). Описаны вновь выявленные места его произрастания.

По данным «Флоры СССР» (1949), род *Rhus* сем. *Anacardiaceae* объединяет более 150 видов деревьев и кустарников, и только один вид *Rhus coriaria* L. образует естественные заросли на территории СССР.

Природные популяции этого вида растений на территории нашей страны распространены в трех географически отдаленных регионах на расстоянии один от другого более чем 1700 км: в горах Кавказа, Копетдага и Памиро-Алая (Линчевский, 1949 : 529).

С. С. Ковалевская (1983 : 81) при обработке рода *Rhus* L. в «Определителе растений Средней Азии» отмечает заросли *Rhus coriaria* в Памиро-Алае (хребты Гиссарский, Заравшанский, Каратегинский) и Копетдаге.

В. П. Голоскоков (1972 : 516) при обработке сем. *Anacardiaceae* для «Иллюстрированного определителя растений Казахстана» упоминает о незначительных зарослях *R. coriaria*, встречающихся в посадках горных районов Южного Казахстана (но где конкретно и сколько — не отмечено).

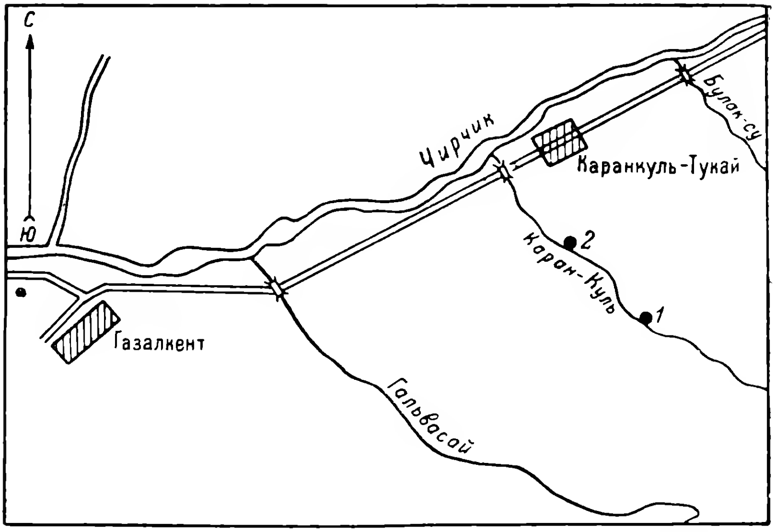
Во время поисковых исследований 1988 г. в горах западной части Чаткальского хр. в пойме р. Каран-куль (левый приток р. Чирчик) нами неожиданно были выявлены 2 новых участка *R. coriaria* (см. рисунок).

Первый участок отмечен в 7 км от устья р. Каран-куль на высоте 1120 м над ур. м., площадь его около 0.35—0.40 га. Заросли *R. coriaria* располагаются вдоль р. Каран-куль на удалении 5—12 м от нее и образуют редколесье на юго-западном склоне (уклон 32—37°). Ширина участка, занимаемого популяцией, 35—40 м, длина — 85—100 м, в ней насчитывалось более 700 особей. Растения в основном имели 1—2-летние побеги (от 3 до 11 шт. на одну особь) при высоте растений 75—185 см. Отсутствие многолетних побегов затрудняло определение возраста растений. Наличие только 1—2-летних побегов предположительно объясняется тем, что однолетние были потравлены скотом, а многолетние использованы местным населением на топливо.

Второй участок был обнаружен в 3.5 км от первого вниз по течению р. Каран-куль на высоте 950 м над ур. м. На крутом (45—49°) юго-восточном склоне обнаружено всего 46 небольших деревьев, расположенных узкой полосой по обрыву на удалении 20—25 м от реки. Самое большое дерево достигало в диаметре 18 см при высоте 3.6 м (на уровне 1.5 м от поверхности почвы). Причем 37 деревьев обильно плодоносили.

Причину и время появления *R. coriaria* в горах Чаткальского хр. установить пока не удалось, так как в литературных источниках, просмотренных нами, сведений нет.

Заросли *R. coriaria* в Чаткальском хр., по-видимому, культурного происхождения, последствие миграций населения Средней Азии, в результате которых семена и растения, обладающие полезными свойствами, переносились на значительные расстояния, высевались и высаживались на новом месте, т. е. интродуцировались. Возможно, так были перенесены растения *R. coriaria*, плоды которого обладают целебными свойствами (содержат до 22 % органиче-



Новые местонахождения *Rhus coriaria* в горах Западного Тянь-Шаня.

*1* — первый участок, *2* — второй участок (описание см. в тексте).

ских кислот, 0.7 % антоцианов, галлотанин, эфирные и жирные масла и т. д.) и в виде водных настоев применяются при различных заболеваниях (диатезе, катарах, воспалении пищевода, кишечника и т. д.). Однако не исключено, что заросли *R. coriaria* — реликты былых эдафо-климатических условий.

Остается фактом, что заросли *R. coriaria* существуют и растут без специального орошения, за счет влаги ограниченных атмосферных осадков, что имеет большое значение при использовании этого вида в народном хозяйстве.

Наличие *R. coriaria* в Чаткальском хр. свидетельствует о том, что неудобные для возделывания пропашных орошаемых культур богарные угодья могут быть использованы для выращивания его и других видов (*R. typhina* L., *R. glabra* L.) при ограниченном орошении.

Необходимо принять все возможные меры для сохранения этих уникальных зарослей от полного их уничтожения.

Экземпляры растений *R. coriaria*, собранные в Чаткальском хр., находятся в Центральном объединенном гербарии Ташкентского университета и Института ботаники АН УзССР при Институте ботаники АН УзССР.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Голоскоков В. П.* Род *Rhus* L. Иллюстрированный определитель растений Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1972. Т. 2. С. 516. — *Ковалевская С. С.* Род *Rhus* L. // Определитель растений Средней Азии. Ташкент: Фан, 1983. Т. 7. С. 81. — *Линчевский И. А.* Род *Rhus* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 14. С. 527—531.

Институт ботаники АН УзССР,
Ташкент,
Ботанический сад АН УзССР,
Ташкент.

Получено 10 IV 1989.

# ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35 : 582.734

© 1990

### Т. С. Крюгель

## ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *COTONEASTER* И МЕЖРОДОВОГО ГИБРИДА ×*SORBOCOTONEASTER POZDNJAKOVII* (*ROSACEAE*)

T. . KRUGEL. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME SPECIES OF THE GENUS *COTONEASTER* AND AN INTERGENERIC HYBRID ×SORBOCOTONEASTER *POZDNJAKOVII* (*ROSACEAE*)

*Cotoneaster alaunicus* Golits., **2n=68**. РСФСР, Воронежская обл., заповедник «Галичья гора», № С—11, Т. С. Крюгель.[1]

*C. allochrous* Pojark., **2n=68**. Выращен из семян, присланных Ботаническим садом Таджикского гос. университета, г. Душанбе, № 223, Т. С. Крюгель.

*C. armenus* Pojark., **2n=68**. Армянская ССР, окр. г. Еревана, у монастыря Гехард, № 228, Т. С. Крюгель.

*C. discolor* Pojark., **2n=51**. Туркменская ССР, Копетдаг, № 228, Т. С. Крюгель.

*C. hissaricus* Pojark., **2n=85**. Выращен из семян, присланных Центральным ботаническим садом АН УзССР, г. Ташкент, № 7/303, Т. С. Крюгель.

*C. meyeri* Pojark., **2n=68**. Выращен из семян, присланных Центральным ботаническим садом АН ГССР, г. Тбилиси, № 1027, Т. С. Крюгель.

*C. morulus* Pojark., **2n=51**. Грузинская ССР, окр. Боржоми, № С—12, Т. С. Крюгель.

*C. nummularius* Fisch. et Mey., **2n=68**. Таджикская ССР, окр. Душанбе. № 8/83, Т. С. Крюгель.

*C. tauricus* Pojark., **2n=68**. Украинская ССР, Крым, Аю-Даг, № С—14, Т. С. Крюгель.

×*Sorbocotoneaster pozdnjakovii* Pojark., **2n=51**. Якутская АССР, 102 км от г. Томмот по р. Алдан, левый берег, плато в сосновом лесу, № 55 342, А. Т. Гревцова.

Йенский государственный университет,
Йена, ГДР.

Получено 25 VIII 1989

---

[1] Гербарные образцы хранятся в Гербарии Хаускнехта, г. Йена, ГДР.

УДК 576.312.35 : (582.57+582.657.2) (574) © Бот. журн., 1990 г., т. 75, № 3

Р. О. Закирова, И. И. Нафанаилова

# ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ НЕКОТОРЫХ СЕМЕЙСТВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ФЛОРЫ КАЗАХСТАНА

R. O. ZAKIROVA, I. I. NAFANAILOVA. CHROMOSOME NUMBERS IN THE MEMBERS OF SOME FAMILIES OF VASCULAR PLANTS IN THE FLORA OF KAZAKHSTAN

## *Alliaceae*

**Allium bajtulinii* Bajt., **2n=16.** Терскей Алатау, хр. Кетмень, ущ. Кальшат, 1987, Байтенов, Абдулина.[1]

*A. carolinianum* DC. (*A. polyphyllum* Kar. et Kir.), **2n=32.** Таласский Алатау, заповедник Аксу-Джабаглы, ур. Улькен-Каинды, 2000—2100 м над ур. м., 1988, Иващенко.

*A. caspium* (Pall.) Bieb., **2n=16+1B.** Северный Устюрт, 30 км южнее пос. Опорное, 1987, Абенов, Кудабаева.

**A. drobovii* Vved., **2n=16.** Таласский Алатау, ущ. Талды-Булак, 1300—1400 м над ур. м., 1987, Иващенко; ур. Улькен-Каинды, 2000—2100 м над ур. м., 1988, Иващенко.

**A. fedtschenkoanum* Regel, **2n=16.** Таласский Алатау, Киши-Каинды, 1985, Иващенко.

*A. jetisowii* Regel, **2n=16.** Таласский Алатау, левый берег р. Джабаглы, ур. Кзыл-Жар, 1600 м над ур. м., 1987, Иващенко.

*A. hymenorhizum* Ledeb., **2n=16.** Таласский Алатау, заповедник Аксу-Джабаглы, ур. Улькен-Каинды, 2000—2100 м над ур. м., 1988, Иващенко.

*A. karataviense* Regel, **2n=18.** Таласский Алатау, ущ. Машат, 1986, Иващенко; перевал Боранчисау, 1400 м над ур. м., граница Даубабы, 1987, Иващенко.

*A. petraeum* Kar. et Kir., **2n=16.** Джунгарский Алатау, Голоскоков, 1983.

*A. sabulosum* Stev. ex Bunge, **2n=16.** Устюрт, 35 км северо-западнее пос. Сам I, 1987, Абенов, Кудабаева.

*A. schoenoprasum* L., **2n=16.** Заилийский Алатау, правый берег р. Талгар, 3000 м над ур. м., 1988, Байтенов; Алтай, хр. Курчум, г. Сарытау, 5—6 км южнее выс. 2645 м, 1988, Мырзакулов.

**A. sergii* Vved., **2n=16.** Каратау, ур. Ушузень, 1985, Мырзакулов.

*A. tianschanicum* Rupr., **2n=16.** Заилийский Алатау, Сюгатинская долина, 1986, Закирова, Нафанаилова.

## *Amaryllidaceae*

*Ixiolirion tataricum* (Pall.) Herb., **2n=24.** Заилийский Алатау, Бурундайский стационар, 1987, Закирова, Нафанаилова.

## *Liliaceae*

*Eremurus regelii* Vved., **2n=14.** Каратау, Баролдай, ущ. Кулан, 1985, Лященко.

*E. robustus* (Regel) Regel, **2n=14.** Ботанический сад, систематический участок, 1985, Лященко.

---

[1] Гербарные образцы хранятся в Институте ботаники АН КазССР, г. Алма-Ата (АА). Звездочкой отмечены таксоны, числа хромосом которых определены впервые.

### *Iridaceae*

*Iris alberti* Regel, **2n=24.** Заилийский Алатау, ущ. Бутаковка, 1987, Нафанаилова, Закирова.

### *Polygonaceae*

*Polygonum hydropiper* L., **2n=20.** Заилийский Алатау, Алма-Атинский заповедник, 1986, Нафанаилова, Закирова.

*P. nitens* (Fisch. et Mey.) V. Petrov ex Kom., **2n=22.** Заилийский Алатау. Алма-Атинский заповедник, 2000 м над ур. м., 1986, Нафанаилова, Закирова.

Институт ботаники АН КазССР,
Алма-Ата.

Получено 1 VI 1989.

# CONTENTS

Page

The Appeal by the All-Union Botanical Society to the Supreme Soviet and to the Council of Ministers of the USSR . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 289

**Danelia I. M., Kosenko V. N.** Pollen morphology in Caucasian species of the genus *Tulipa* (*Liliaceae*) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 293

**Voytenko V. F., Oparina S. N.** Comparative analysis of anatomical structure of fruits in heterocarpous representatives of the tribe *Lactuceae* (*Asteraceae*) . . . . . . . . . . 299

**Subbotin S. A.** Ultrastructural changes in cells of roots of *Glycine max* (*Fabaceae*) infected with cyst and root-knot nematodes . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 315

**Nepomiluyeva N. I., Duryagina D. A.** On the history of larch forests of the middle Timan in Holocene (the Komi Autonomous Soviet Socialist Republic) . . . . . . . 326

**Didukh Ya. P.** Pine forests of the mountain Crimea . . . . . . . . . . . . . . . . 336

COMMUNICATIONS . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 347

**Matvienko A. M.** On the rare species *Phyllariochloris phacoides* (*Volvocales*, *Chlorophyta*) 347

**Efimova I. B.** Winter complex of algal epiphytes on the Murman littoral (the Barents Sea) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 351

**Pärn A., Trass H. H.** Epiphytic lichens of mountain forests of the Khamar-Daban mountain range (the Baikal region) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 358

**Miroslavov E. A., Kravkina I. M.** Comparative anatomy of leaf in plants growing in mountains at different altitudes . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 368

**Dimeyeva L. A.** Two forms of *Atriplex fominii* (*Chenopodiaceae*) on the drained bottom of the Aral Sea . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 375

**Isakov K. I.** On the biology of *Picea prostrata* (*Pinaceae*) . . . . . . . . . . . . . . 380

**Sekretareva N. A.** The characteristics of shrubby willow associations of meadow type (the east of the Chukotka peninsula) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 388

**Gvinianidze Z. I., Kutateladze Sh. I.** The herbarium of the Institute of Botany named after N. N. Ketskhoveli of the Academy of Sciences of Georgian Soviet Socialist Republic (Tbilisi) . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 396

SUSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA . . . . . . . . . . . . . . . . . 401

**Khursevich G. K., Bazhenova O. P.** A new variety of the genus *Stephanodiscus alpinus* (*Bacillariophyta*) in the plankton of the Yenisei river . . . . . . . . . . . . . 401

**Imchanitzkaja N. N.** The taxonomical note on *Juniperus excelsa* (*Cupressaceae*) . . . . 402

**Doronkin V. M.** The synopsis of Siberian species of the genus *Iris* (*Iridaceae*) . . . . . 409

**Kotukhov Yu. A.** The new species of the genus *Thalictrum* (*Ranunculaceae*) from the Southern Altai . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 416

**Nikolaev V. J.** The synopsis of the Caucasian species *Hieracium*, the subgenus *Hieracium*, the sections *Hieracium*, *Pannosa*, *Sparsiflora*, *Glauciformia* (*Asteraceae*) . . . . . 419

**Gussejnov Sch. A.** A new species of the genus *Centaurea* (*Asteraceae*) from Daghestan . . . 429

FLORISTIC FINDINGS . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 432

**Grigorjevskaya A. J.** Floristic findings in the Central Chernozem region . . . . . . . . 432

**Gnatchenko E. V., Rusanov N. F.** The new location of *Rhus coriaria* (*Anacardiaceae*) 435

CHROMOSOME NUMBERS . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . . 437

**Krugel T. S.** Chromosome numbers in some species of the genus *Cotoneaster* and an intergeneric hybrid × *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* (*Rosaceae*) . . . . . . . . . . 437

**Zakirova R. O., Nafanailova I. I.** Chromosome numbers in the members of some families of vascular plants in the flora of Kazakhstan . . . . . . . . . . . . . . . . 438

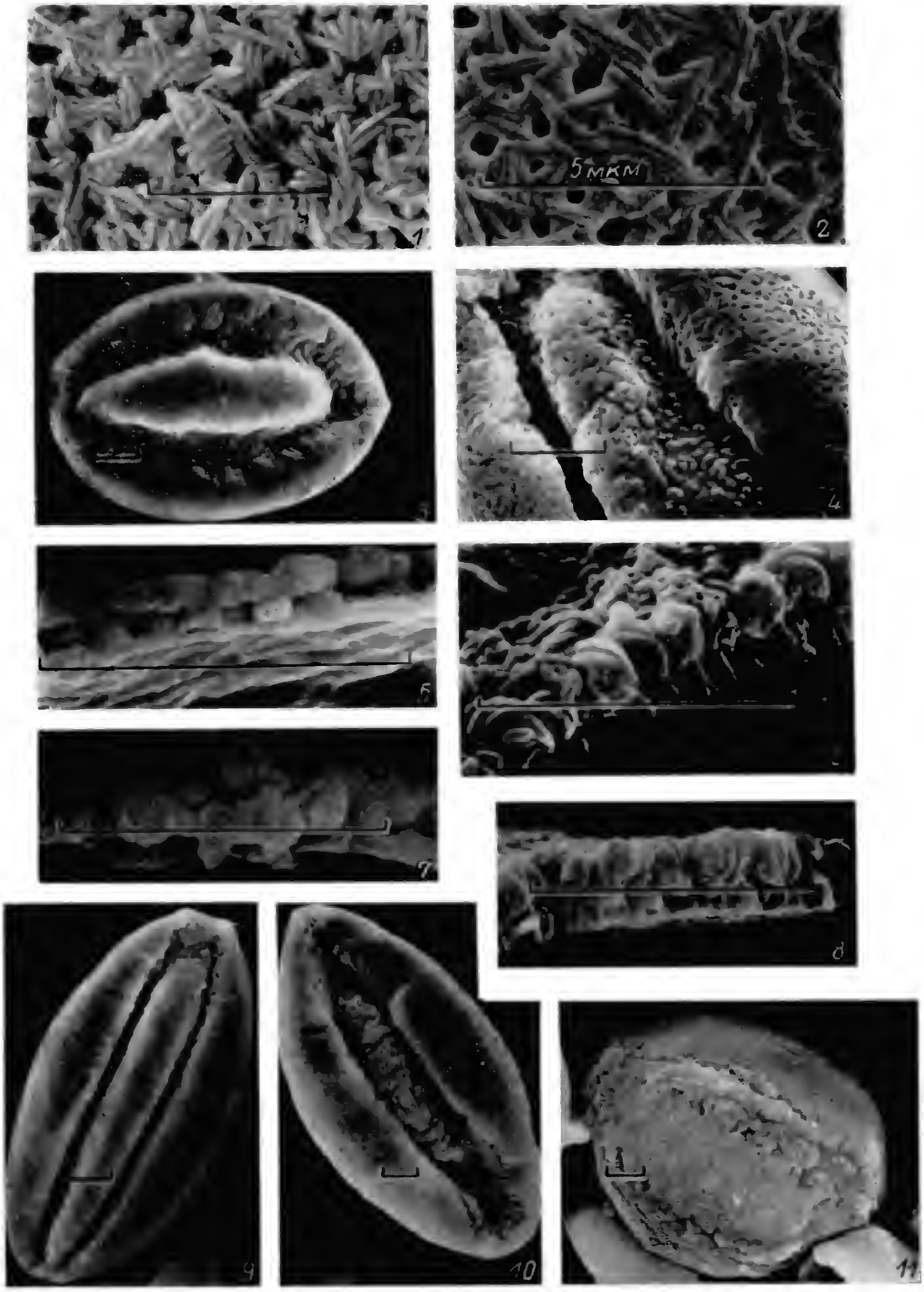


Таблица I. Пыльцевые зерна видов рода *Tulipa*.

*1—4* — *T. biebersteiniana*; *5, 7, 10* — *T. lipskyi*; *6, 8* — *T. polychroma*; *9* — *T. biflora*; *11* — *T. humilis*; *1, 2* — мелкосетчато-струйчатая экзина; *3*, *9—11* — дистально-1-бороздные лодочковидные пыльцевые зерна с оперкулумом; *5—8* — сколы экзины. Размер масштабной линейки здесь и далее равен 5 мкм.

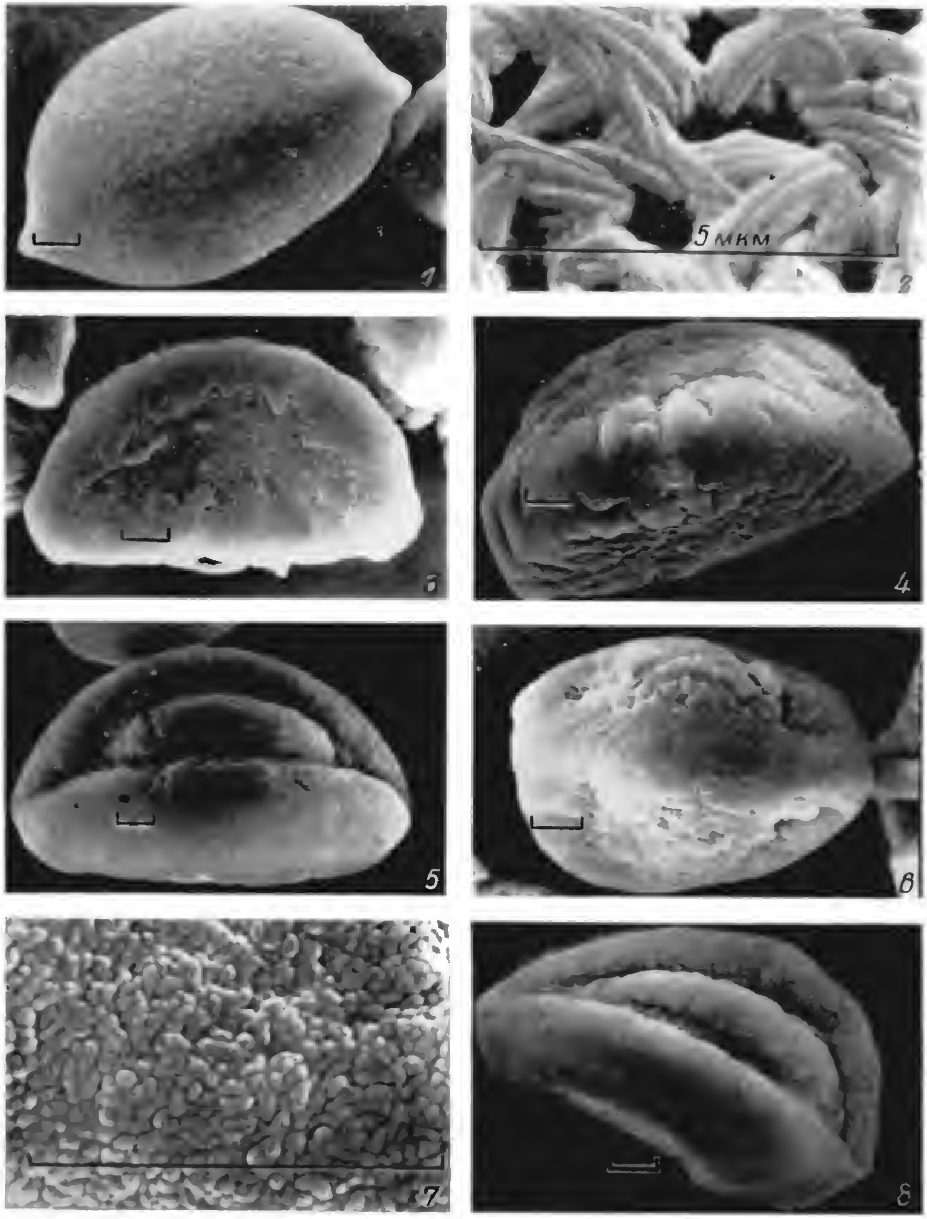


Таблица II. Пыльцевые зерна видов рода *Tulipa*.

*1*, *2* — *T. sylvestris* subsp. *australis*; *3*, *4* — *T. armena*; *5—8* — *T. montana*; *1* — дистально-1-бороздное пыльцевое зерно с проксимальной стороны; *2* — мелкосетчато-струйчатая экзина; *3*, *4* — типичные 3-бороздные пыльцевые зерна; *5*, *8* — дистальная борозда с крышечкой; *6* — две латеральные борозды; *7* — бугорчатая экзина.

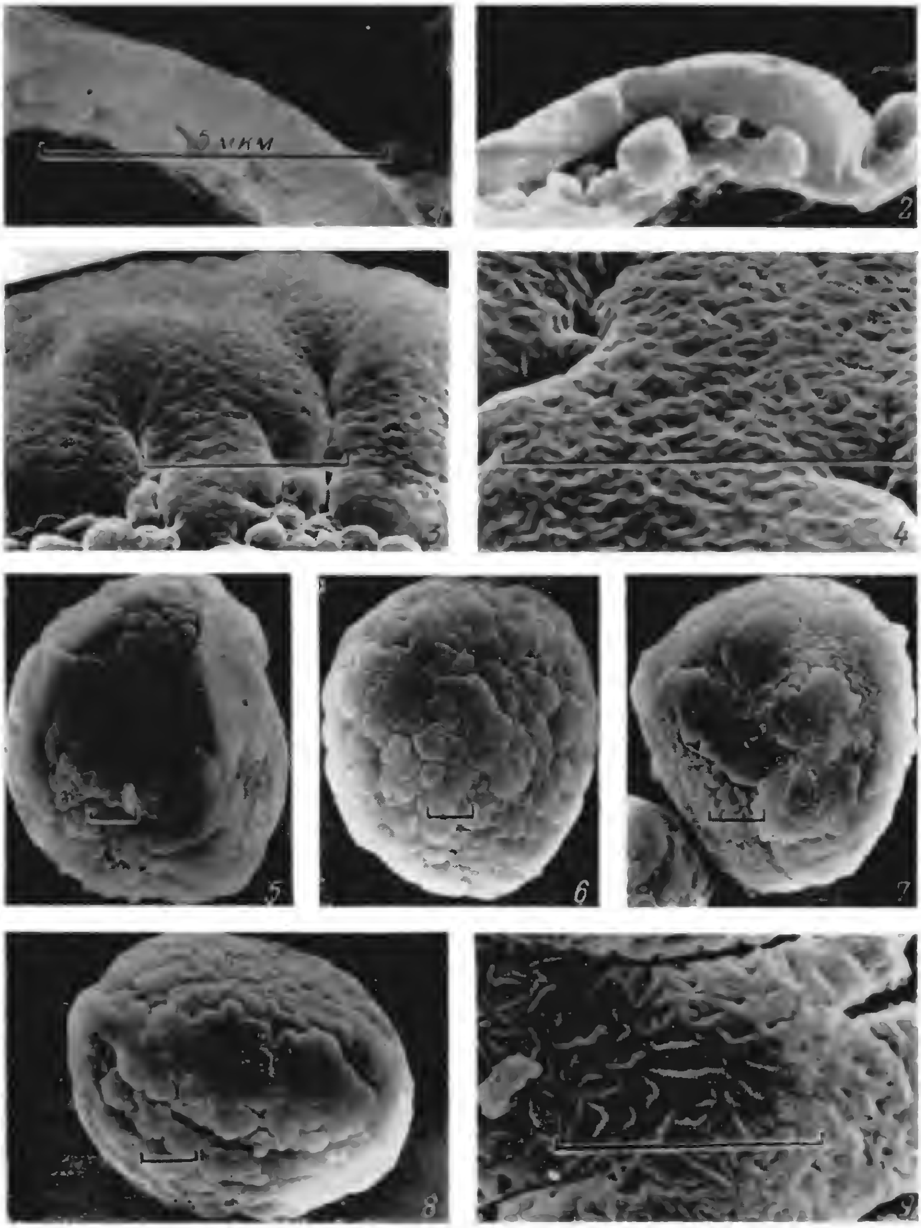


Таблица III. Пыльцевые зерна видов рода *Tulipa*.

*1, 3, 4* — *T. sosnowskyi*; *2, 8, 9* — *T. confusa*; *5, 6* — *T. florenskyi*; *7* — *T. schmidtii*; *1, 2* — сколы экзины; *3, 4, 9* — ямчато-складчатая экзина; *5, 8* — 3-бороздные широкоэллипсоидальные пыльцевые зерна; *6, 7* — безапертурные пыльцевые зерна.

К с. 296

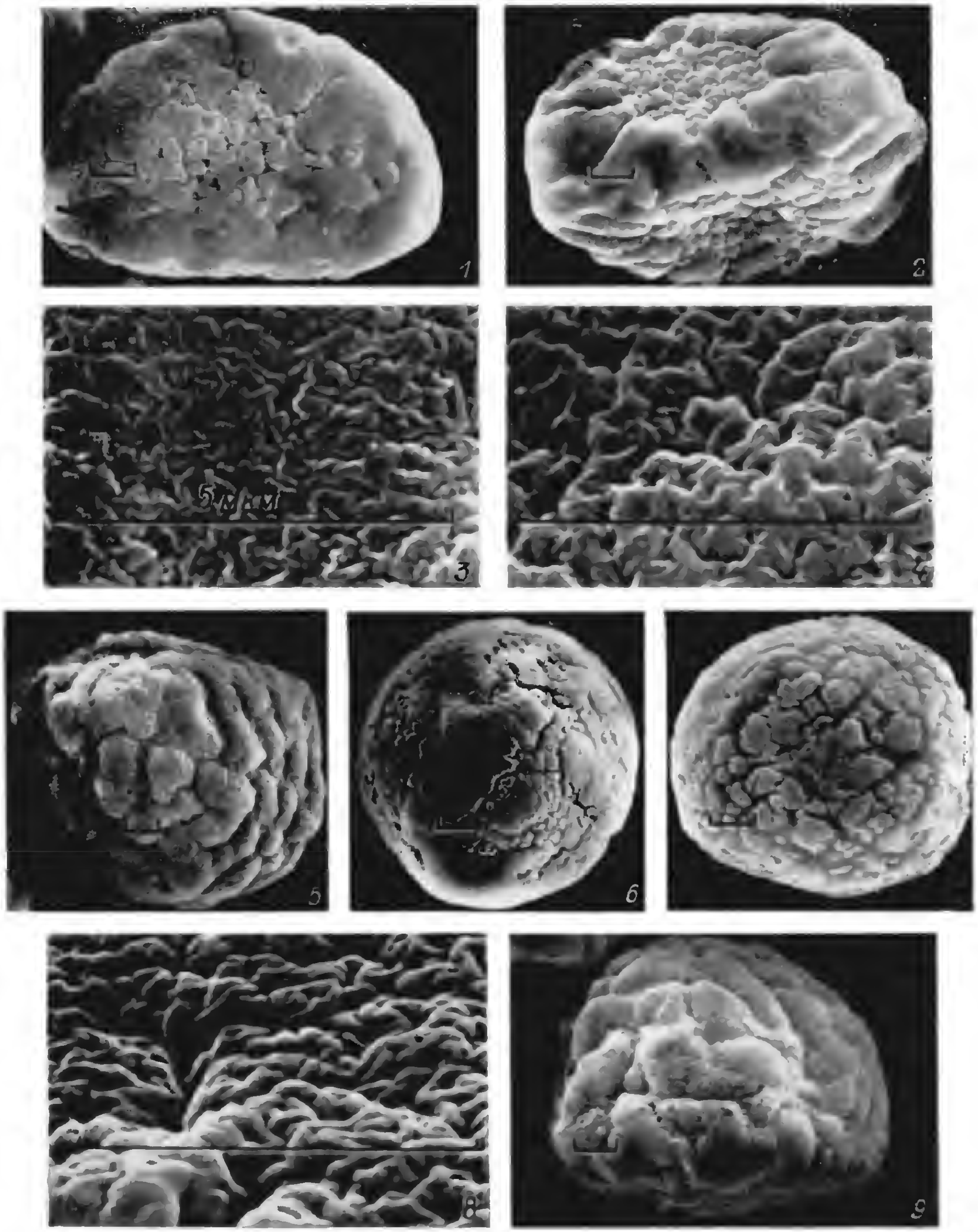


Таблица IV. Пыльцевые зерна видов рода *Tulipa*.

*1—3* — *T. julia*; *4—6*, *9* — *T. schrenkii*; *7*, *8* — *T. eichleri*; *1* — лодочковидная и *2* — эллипсоидальная форма пыльцевых зерен; *3*, *4*, *8* — ямчато-складчатая экзина; *5—7*, *9* — безапертурные пыльцевые зерна.

К ст. С. А. Субботина. с. 317

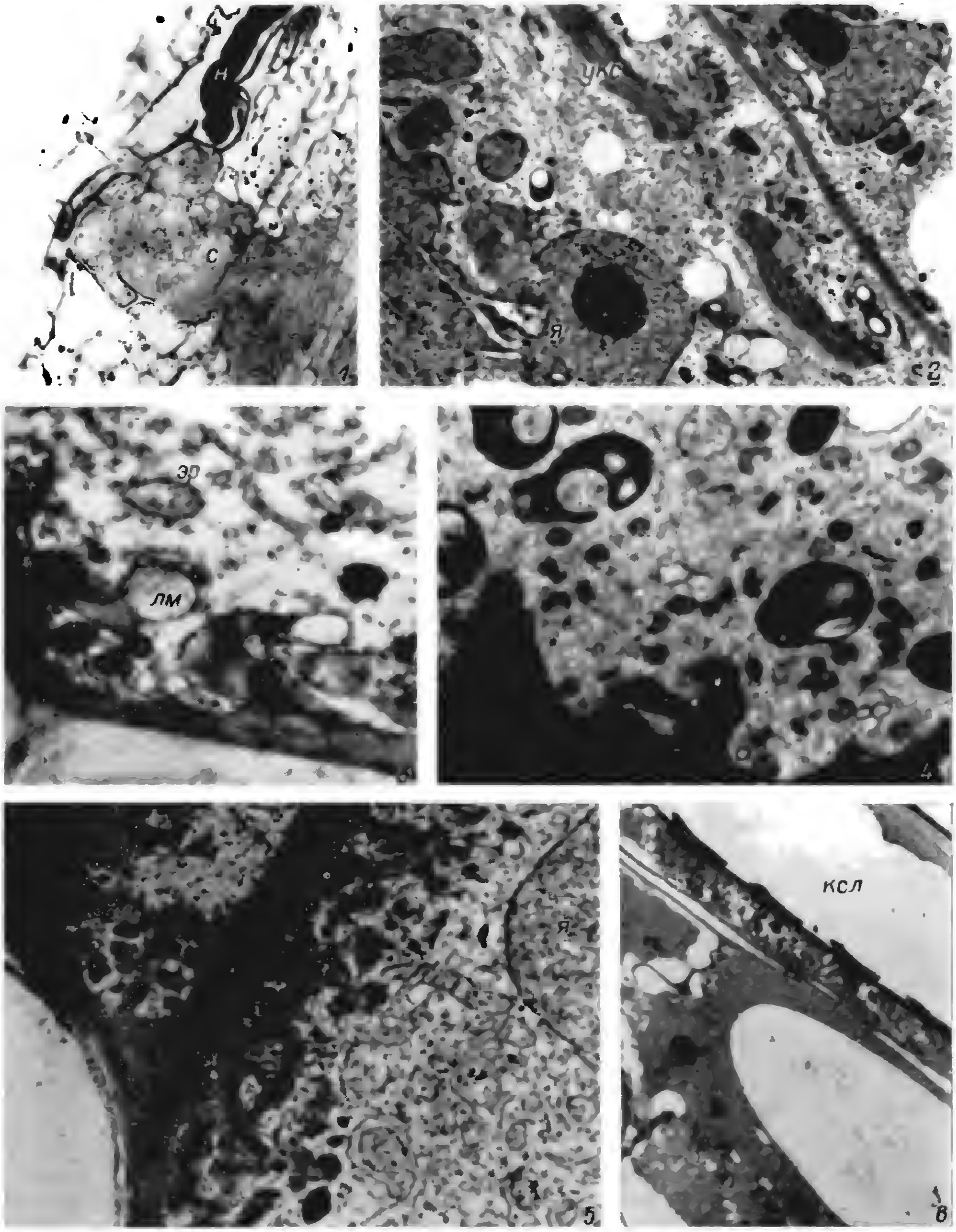


Таблица. I. Синцитий, индуцированный в корнях сои цистообразующей нематодой.

*1* — синцитий на продольном срезе корня (личинка 2-го возраста), ×270; *2* — фрагмент цитоплазмы синцития (личинка 2-го возраста), ×1500; *3* — протуберанцы клеточной стенки (личинка 3-го возраста), ×7500; *4* — фрагмент цитоплазмы синцития (личинка 4-го возраста), ×4500; *5* — лабиринт клеточной стенки (белая самка), ×3000; *6* — некротизация синцитиальной клетки (личинка 2-го возраста), ×1500. *н* — нематоды, *с* — синцитий, *я* — ядро, *укс* — утолщение клеточной стенки, *лм* — ломасома, *эр* — эндоплазматический ретикулум, *ксл* — ксилема. *1* — СМ; *2—6* — ТЭМ.

К с. 321

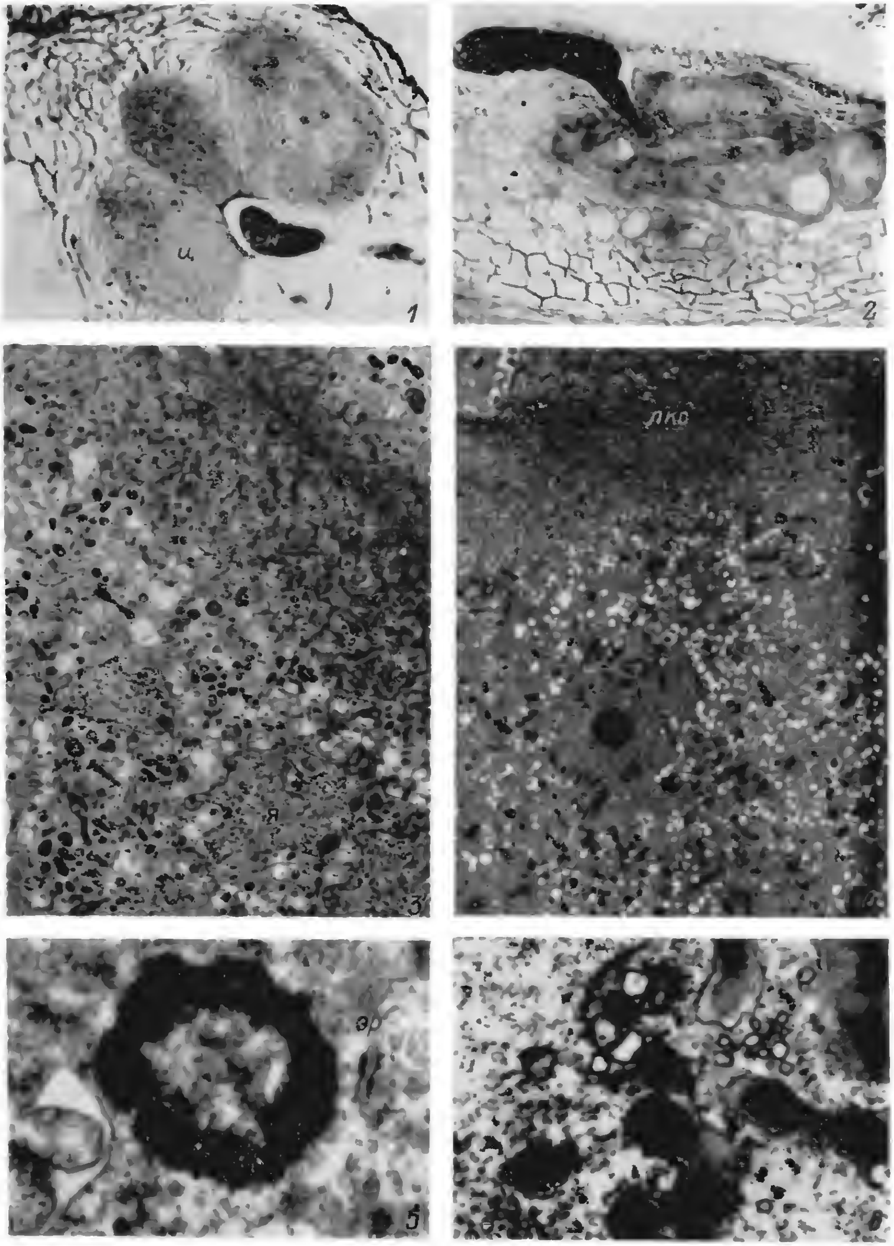


**Таблица II. Ценоциты, индуцированные в корнях сои галловой нематодой.**

*1* — ценоциты на поперечном срезе корня, ×150; *2* — ценоциты на продольном срезе корня, ×75; *3* — фрагмент цитоплазмы ценоцита (молодая самка), ×1350; *4* — фрагмент цитоплазмы ценоцита (старая самка), ×1350; *5* — кристаллическое включение, ×24 000; *6* — лабиринт клеточной стенки, ×10 500. *ц* — ценоцит. *лкс* — лабиринт клеточной стенки, остальные обозначения те же, что на рис. 1. *1*, *2* — СМ; *3—6* — ТЭМ.

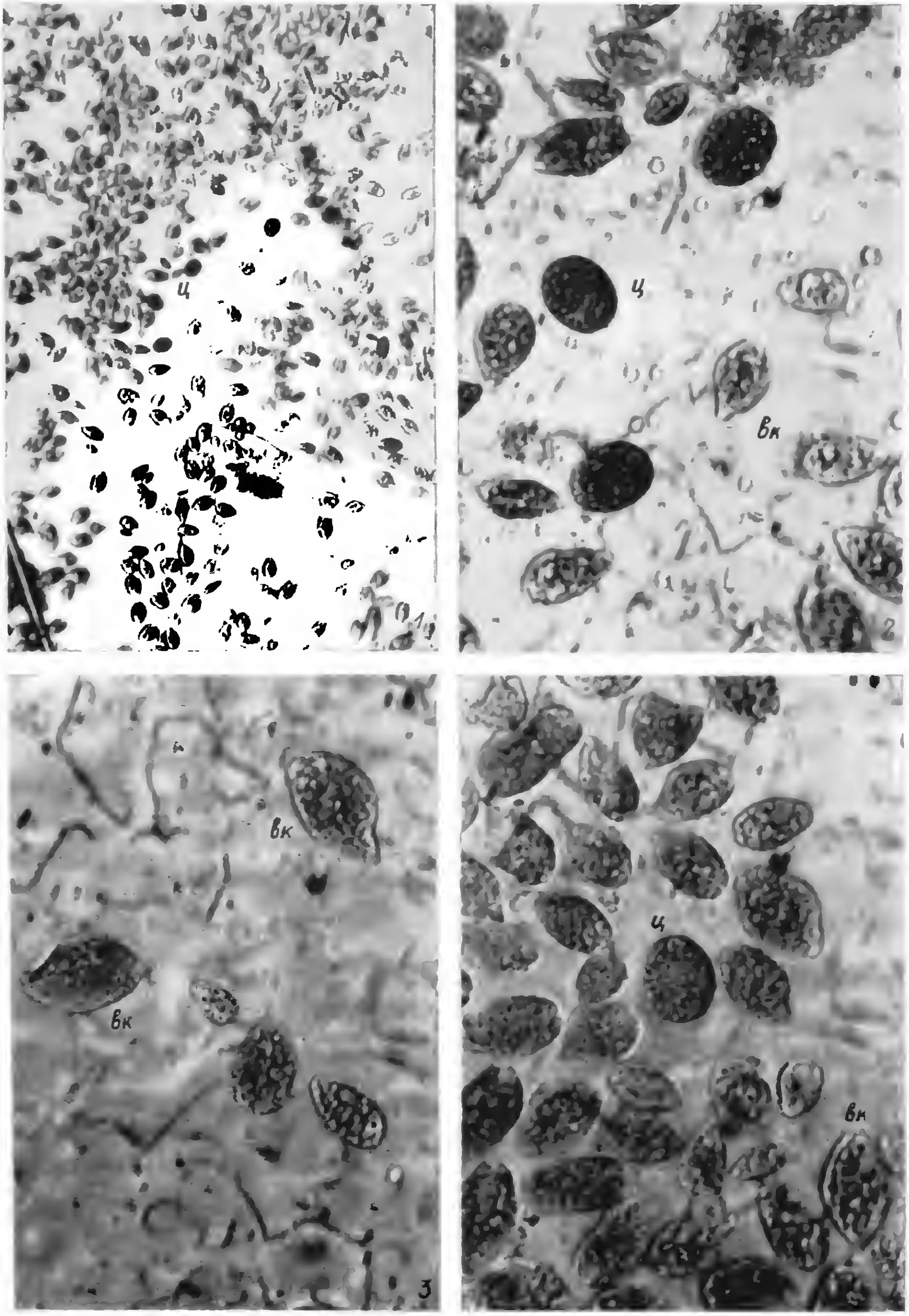


Таблица. *Phyllariochloris phacoides*.

*1* — **скопление вегетативных клеток, в центре три цисты (*ц*); *2* — эти же цисты в крупном плане, вегетативные клетки (*вк*) с широкой стороны; *3* — вегетативные клетки во время движения; *4* — в центре циста с хорошо заметной слизистой оболочкой, в правом нижнем углу вегетативная клетка с выраженным килем.**

К ст. Г. К. Хурсевич. О. П. Баженовой. с. 402

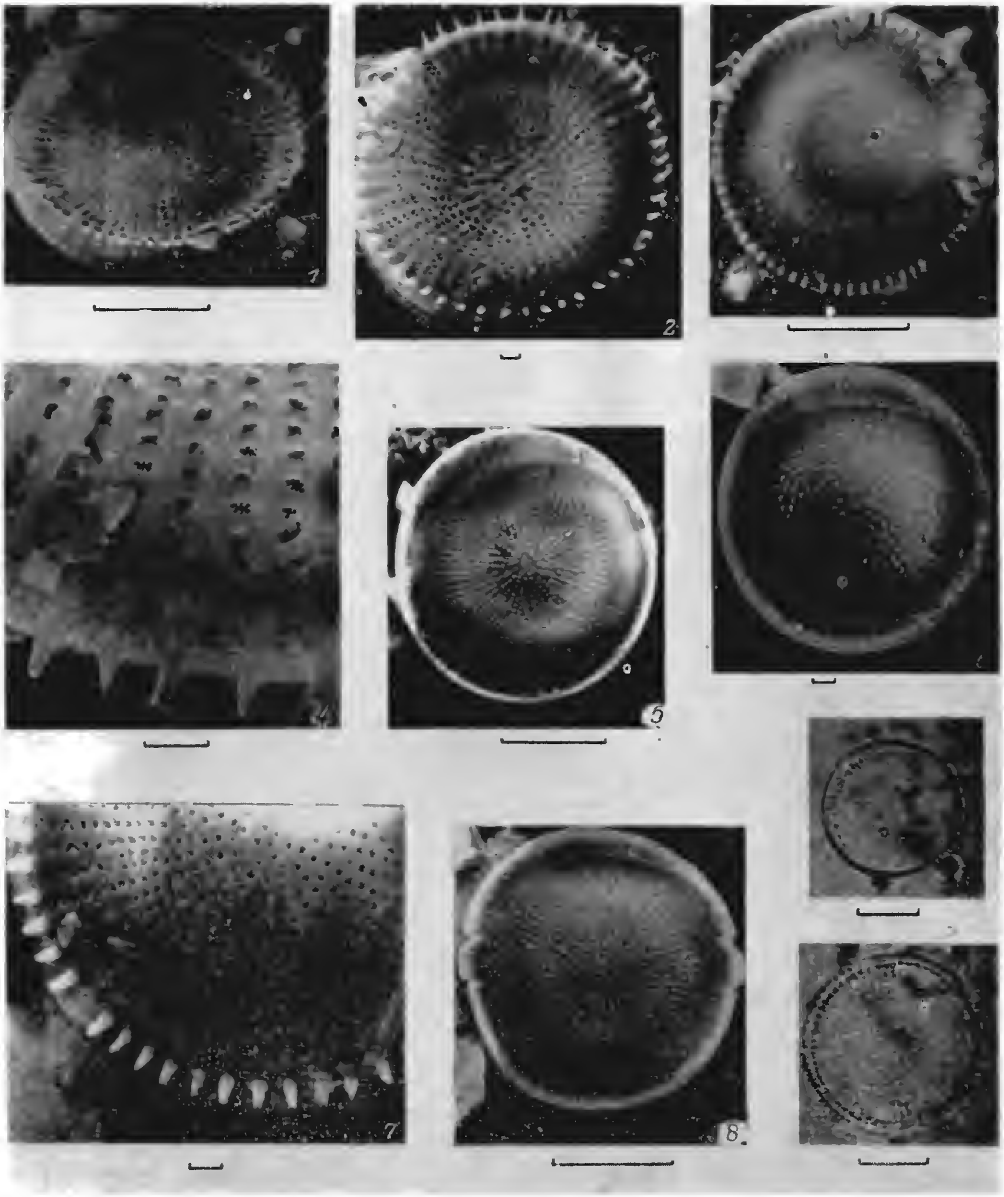


Таблица. *Stephanodiscus alpinus* var. *distinctus* Churs. et Bazhen.

*1—3* — структура наружной поверхности створки с кольцом шипов на границе с загибом и наружных незначительно выступающих трубок краевых выростов с опорами под каждым вторым-третьим шипом на загибе створки; *4*, *7* — деталь наружной поверхности створки с пальцевидными выростами, прикрывающими форамены ареол, и с выступающей наружу трубкой двугубого выроста, расположенной на одном уровне с шипами; *5*, *6*, *8* — структура внутренней поверхности створки с несколькими выростами с 2—3 опорами на лицевой части створки, одним двугубым выростом и кольцом краевых выростов с 3 опорами на загибе створки; *9*, *10* — общий вид створки (*1—8* — СЭМ; *9*, *10* — СМ). Шкала: *1*, *3*, *5*, *8—10* — 10 мкм; *2*, *4*, *6*, *7* — 1 мкм.

# СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

**Обращение Всесоюзного ботанического общества к Верховному Совету и Совету Министров СССР** . . . . . . 289
**Данелия И. М., Косенко В. Н.** Морфология пыльцы кавказских видов рода *Tulipa* (*Liliaceae*) . . . . . . 293
**Войтенко В. Ф., Опарина С. Н.** Сравнительный анализ анатомической структуры плодов гетерокарпных представителей трибы *Lactuceae* (*Asteraceae*) . . . . . . 299
**Субботин С. А.** Ультраструктурные изменения в клетках корней *Glycine max* (*Fabaceae*) при поражении цистообразующей и галловой нематодами . . . . . . 315
**Непомилуева Н. И., Дурягина Д. А.** К истории лиственничников Среднего Тимана в голоцене (Коми АССР) . . . . . . 326
**Дидух Я. П.** Сосновые леса Горного Крыма . . . . . . 336

СООБЩЕНИЯ . . . . . . 347

**Матвиенко А. М.** О редком виде *Phyllariochloris phacoides* (*Volvocales*, *Chlorophyta*) 347
**Ефимова И. Б.** Зимний комплекс водорослей-эпифитов на литорали Мурмана (Баренцево море) . . . . . . 351
**Пярн А., Трасс Х. Х.** Эпифитные лишайники горных лесов хребта Хамар-Дабан (Прибайкалье) . . . . . . 358
**Мирославов Е. А., Кравкина И. М.** Сравнительная анатомия листа растений, произрастающих в горах на разных высотах . . . . . . 368
**Димеева Л. А.** Две формы *Atriplex fominii* (*Chenopodiaceae*) на осушенном дне Аральского моря . . . . . . 375
**Исаков К. И.** К биологии *Picea prostrata* (*Pinaceae*) . . . . . . 380
**Секретарева Н. А.** Характеристика ассоциаций кустарниковых ив лугового типа (восток Чукотского полуострова) . . . . . . 388
**Гвиниашидзе З. И., Кутателадзе Ш. И.** Гербарий Института ботаники имени Н. Н. Кецховели АН ГССР (Тбилиси) . . . . . . 396

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ . . . . . . 401

**Хурсевич Г. К., Баженова О. П.** Новая разновидность рода *Stephanodiscus alpinus* (*Bacillariophyta*) в планктоне реки Енисей . . . . . . 401
**Имханицкая Н. Н.** Таксономическая заметка о *Juniperus excelsa* (*Cupressaceae*) . . . . 402
**Доронькин В. М.** Обзор сибирских видов рода *Iris* (*Iridaceae*) . . . . . . ✓409
**Котухов Ю. А.** Новые виды рода *Thalictrum* (*Ranunculaceae*) из Южного Алтая 416
**Николаев В. Я.** Обзор кавказских видов *Hieracium* подрода *Hieracium* — секции *Hieracium*, *Pannosa*, *Sparsiflora*, *Glauciformia* (*Asteraceae*) . . . . . . 419
**Гусейнов Ш. А.** Новый вид рода *Centaurea* (*Asteraceae*) из Дагестана . . . . . . 429

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ . . . . . . 432

**Григорьевская А. Я. Флористические находки в Центрально-Черноземном районе** . . . 432
**Гнатченко Е. В., Русанов Н. Ф.** Новое местонахождение *Rhus coriaria* (*Anacardiaceae*) 435

ЧИСЛА ХРОМОСОМ . . . . . . 437

**Крюгель Т. С.** Числа хромосом некоторых видов рода *Cotoneaster* и межродового гибрида × *Sorbocotoneaster pozdnjakovii* (*Rosaceae*) . . . . . . 437
**Закирова Р. О., Нафанаилова И. И.** Числа хромосом представителей некоторых семейств сосудистых растений флоры Казахстана . . . . . . 438